

LA DEFICIENCIA TRANSITORIA DE CALCIO COMO CAUSA PRIMORDIAL DE LA PUDRICIÓN DE COGOLLO EN PALMA DE ACEITE

Douglas Laing¹

Introducción

Se presentan graves incidencias de un desorden, generalmente denominado Pudrición de Cogollo (PC) en español, Oil Palm Bud Rot en inglés, y Amarelecimento Fatal do Dendezeiro (AF) en portugués, en muchas plantaciones comerciales de palma de aceite (*Elaeis guineensis*). El desorden se conoce en varios países productores de las Américas y África desde los primeros informes de Reinking en 1928 (De Franqueville, 2001) en una plantación exploratoria sembrada por la entonces United Fruit Company cerca del corregimiento de Almirante en Panamá. Las incidencias más serias han sido reportadas en zonas de producción específicas de Colombia, Ecuador, Perú, Costa Rica, Brasil –principalmente en los Estados de Pará y Amazonas–, Venezuela, Surinam, Nicaragua y en la región ecuatorial oeste del África Central, particularmente en la ahora República Democrática del Congo-Zaire y la República del Congo-Brazzaville (Duff, 1963; De Franqueville, 2001).

La PC no ha sido identificada como un problema serio en Honduras, en la zona de producción en el oeste de Guatemala en el Litoral Pacífico, el Litoral Atlántico de México o en la República Dominicana. Recientemente, síntomas de PC han sido detectados en los híbridos comerciales (F1) de *E. guineensis* con *E. oleífera* por lo menos en Colombia y Ecuador, pero generalmente estos materiales tienen un menor grado de susceptibilidad. Desde hace siglos las arboledas tradicionales de *E. guineensis* en las aldeas en los trópicos húmedos de África y en Bahía (Brasil) no han tenido incidencias significativas de PC (Duff, 1963; Mariau et al., 1992; De Franqueville, 2001).

Las pérdidas en producción en Colombia en el 2009 fueron estimadas en más de 100 millones de dólares anuales (Fedepalma-Cenipalma, 2009). El rendimiento nacional de aceite crudo en Colombia ha bajado desde el máximo histórico de 4 t ha⁻¹ en 2004 a 3 t ha⁻¹ en 2010 (Mesa, 2010) y una parte significativa de este descenso es atribuible a los estragos de la PC. Las pérdidas económicas se dan principalmente por la reducción del rendimiento, por los mayores costos asociados a la renovación prematura de las plantaciones y los controles fitosanitarios –incluyendo los del Picudo de la Palma– incurridos durante las fases de lenta recuperación del trastorno. La PC es considerada por muchos como la

limitación más importante para la industria palmera en América; y un cuello de botella crítico para la expansión de la palma en la cuenca amazónica (Fundación Konrad Adenauer, 2008; Boari, 2008).

Este artículo presenta una hipótesis en la cual la deficiencia transitoria de calcio (Ca) tiene un rol primordial como causante de la PC. Las bases fisiológicas y las pruebas se presentan en detalle porque hay evidencia de una falta de atención mundial sobre este tema tipificada por: (a) las inadecuadas aplicaciones de enmiendas de Ca, especialmente en América; (b) la acidificación progresiva de los suelos bajo el paradigma de manejo agronómico importado del Asia; y (c) la continuidad en el uso de la hoja No. 17 para determinar el nivel de nutrientes no removilizados en el floema. Cada uno de estas tres realidades esta ampliada en este documento.

La PC no es el único síntoma de la *malaise palmera* que tiene paralelos en la industria bananera (Ploetz, 2000; Turner y Rosales, 2003) y en otros cultivos permanentes en el trópico donde el paradigma agronómico dominante es aparentemente incompatible con la sostenibilidad en el mediano y largo plazo. La acidificación progresiva de los suelos bananeros es considerado uno de los factores más críticos en el deterioro de la salud radical-rizosfera en sistemas intensivos (Serrano, 2003). Las causas de este fenómeno en la palma de aceite son muy similares a las del banano (Nelson et al., 2010). Como todas las hipótesis científicas, los resultados y conclusiones de las futuras investigaciones sobre la PC deberán ser sometidos a escrutinio científico internacional imparcial. Como resultado de estas investigaciones, son previsible cambios drásticos en el modelo agronómico ahora casi universal de la industria palmera en América.

Sintomatología y etiología de la PC

Síntomas en tejidos apicales

Los síntomas visibles de PC en casi todas las regiones afectadas cubren un rango muy variable de anomalías en las hojas apicales más jóvenes, comenzando frecuentemente con una coloración amarillenta. El primer síntoma constantemente observado en todos los informes de las zonas de producción afectadas en América y África (Duff, 1963; Mariau et al., 1992; De Franqueville, 2001; Boari, 2008; Martínez et al., 2009) es la lesión necrótica que aparece en la sección distal de

¹ Agrónomo-Fisiólogo: Consultor privado e independiente con oficina en Cali Colombia. Correo electrónico: drlaing99@hotmail.com - <http://lapalmadeaceite.wikispaces.com>

las flechas más recientes alargadas a la vista, con podredumbre sucesiva posterior de los tejidos apicales en el embudo hasta el meristemo central, con la muerte de la palma en casos extremos.

En casos más benignos de PC, típicamente relacionados con las incidencias menos graves en determinadas regiones –como los Llanos Orientales de Colombia– las palmas afectadas se pueden recuperar durante un período de meses o años con diversos grados de éxito. En muchos casos palmas individuales afectadas, que se han recuperado plenamente y que son casi normales en términos de productividad, pueden volver a desarrollar nuevos síntomas del trastorno.

Síntomas en el sistema radical

El botánico inglés C.W. Wardlaw, en 1954, fue uno de los primeros en observar que el sistema radical era muy anormal en palmas de aceite con los primeros síntomas de PC (De Franqueville, 2001). Cincuenta años más tarde Albertazzi et al. (2005) en Costa Rica han reportado, en uno de los primeros ensayos formales sobre el tema, una notable reducción en el crecimiento y anomalías especialmente en las raíces terciarias y cuaternarias hasta 5 meses antes de los primeros síntomas de necrosis visibles en las flechas. Esto representa un desafío para los defensores de una hipótesis basada en una causa biótica primordial para la PC, pues deben explicar la aparición de estos síntomas en raíces con 5 meses de antelación de los primeros síntomas aéreos.

El autor, durante sus propias inspecciones de decenas de lotes en Colombia y Ecuador con PC, siempre ha observado que los sistemas radicales superficiales en los platos son muy reducidos en palmas con los primeros síntomas apicales, en comparación con palmas equivalentes en edad y aparentemente sanas en otros lotes del mismo material tenera donde la PC no ha ocurrido todavía. En las palmas con PC, las raíces terciarias y cuaternarias siempre mostraron anomalías, especialmente con las puntas redondeadas y deformes con color anormal. En muchos casos la corteza –la capa exterior normalmente marrón oscuro en color– de las raíces primarias era más frágil y fácilmente desprendible. En cambio, las raíces superficiales que crecen bajo las pilas de hojas viejas en descomposición, especialmente en lotes de palmas maduras –sin o con los primeros síntomas de la PC– casi siempre eran densas, sin distorsiones, de color crema y

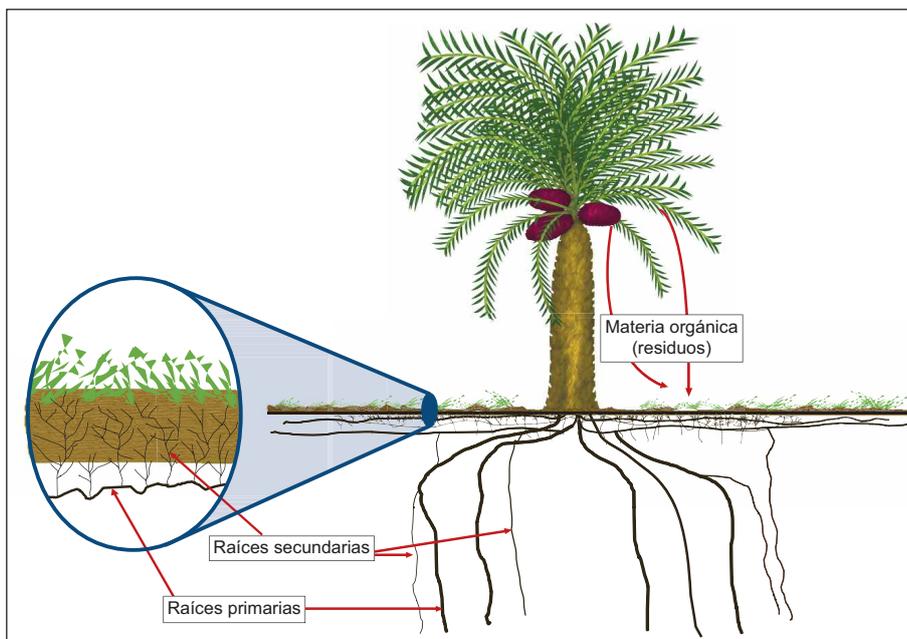


Figura 1. Representación del efecto positivo de la acumulación de material orgánico en la producción de raíces secundarias normales en la superficie del suelo. Esto se observa por ejemplo en plantaciones artesanales de muy bajos rendimientos. Raíces primarias verticales en un radio de ~2 m de la palma y hasta ~3 m de profundidad, dependiendo del contenido de Al^{3+} y de factores físicos en el perfil.

aparentemente activas. En particular, las raíces apogeotróficas (Jourdan et al., 2000), generalmente secundarias con crecimiento vertical arriba, fueron numerosas y activas (Figura 1).

Síntomas agravados por el picudo de la palma

El insecto picudo *Rhynchophorus palmarum* L. de la familia *Curculionidae* tiene un importante impacto económico en los cultivos de palma aceitera y cocotera en América. El picudo causa un daño directo por el desarrollo de larvas que cavan galerías en el tallo hasta el meristemo central. Este insecto es el principal vector del Anillo Rojo, una enfermedad muy seria especialmente en *Cocos nucifera* (Mexzón et al., 1994). Los adultos de este insecto saprofítico son atraídos por los olores de la podredumbre generada por la PC, con efectos fatales en el meristemo cuando presumiblemente las lesiones iniciales son suficientemente profundas para permitir a la colonia del insecto llegar hasta el meristemo central situado entre 50 hasta 90 cm por debajo del embudo, dependiendo de la edad de la palma. En América, muchos casos de la muerte de las palmas están asociados directamente con infestaciones del picudo de la palma.

La causa de la muerte de la palma

Algunos observadores, incluyendo al autor, han concluido que las palmas probablemente no mueren por la PC, sino por los efectos secundarios de la infestación saprofítica del picudo de la palma. Este último concepto no es aceptado por todos en la industria. Pero si se llegara a confirmar de manera definitiva esta hipótesis sobre la verdadera causa de muerte de las palmas, ello

implicaría que la palma de aceite –sin la presencia dañina y fatal del picudo– tiene un mecanismo que permite la plena recuperación de este desorden por medio de la emergencia gradual de hojas anormales hasta producir hojas normales. En esta misma línea de razonamiento, es posible que las primeras hojas pequeñas, con menos transpiración por razón del área foliar muy reducida, apoyen la palma con menor gasto fisiológico que permite a su vez la gradual recuperación del sistema radical y el meristemo central para evitar que la palma muera por estrés de agua.

Microorganismos propuestos causantes de la PC

En la **Tabla 1** se presenta un resumen de los agentes bióticos propuestos más importantes, reportados por los

investigadores en diversos países e instituciones en África y en América desde 1928 hasta la fecha. Una amplia gama de microorganismos omnipresentes en la naturaleza de ecosistemas tropicales, en su mayoría saprófitos, han sido identificados, tanto en los tejidos descompuestos como en los tejidos anteriores a la línea de la pudrición, en palmas con los primeros síntomas de la PC. Después de un sinnúmero de ensayos con miles de aislamientos, los patólogos han identificado un amplio rango de microorganismos como los posibles causantes.

Los Postulados de Koch nunca se han cumplido con respecto a los distintos microorganismos causantes propuestos en las investigaciones patológicas. Una de las principales razones para esto es el tercer postulado

Tabla 1. Resumen de la historia de los principales estudios fitopatológicos acerca de la Pudrición de Cogollo (PC) en *Elaeis guineensis* y listado de microorganismos identificados y/o propuestos como la causa del desorden aunque sin pruebas para satisfacer los Postulados de Koch^{1 y 2}.

Investigadores	Fecha	País palmero	Entidad principal	Organismos propuestos
Reinking ¹	1928	Panamá	United Fruit Co.	<i>Fusarium moniliforme</i>
Ghesquiere ¹	1935	Congo D.R.	Bélgica	<i>Phytophthora palmivora</i> , <i>Bacillus coli</i>
Bachy ¹	1954	Congo Rep.	Francia	<i>Fusarium</i> y bacterias
Duff ³	1963	Congo D.R.	Hermanos Lever	<i>Erwinia lathyri</i>
Renard et al. ¹	1964	Colombia	CIRAD Francia	<i>Fusarium (F. oxysporum y F. solani)</i>
Renard et al. ¹	1976	Colombia	CIRAD Francia	<i>Fusarium (F. oxysporum y F. solani)</i>
Harper et al. ¹	1982	Ecuador	Univ. Auburn USA	<i>Fusarium</i> y bacterias
Quillec et al. ¹	1983	Ecuador	Orstom Francia	<i>Phytophthora</i>
Van Gundy ¹	1983	Ecuador	Univ. de California	Nemátodos <i>Helicotylencus</i>
Renard ²	1986	Brasil	CIRAD-Embrapa	Pythium
Singh et al. ⁷	1988	Brasil	Embrapa Hortalizas	Viroides (ácidos nucleicos)
Silva ⁴	1989	Brasil	Denpasa	Hongos/bacterias (27 esp. identificadas)**
Nieto y Gómez ¹	1991	Colombia	Cenipalma	<i>Fusarium solani</i>
Dollet ¹	1991	Ecuador	CIRAD/IRHO	Virus o viroides (ARN de doble brin)
Beuther et al. ¹	1992	Brasil	Univ. Dusseldorf	Viroides (ARN de doble brin)
Allen et al. ¹	1995	Ecuador	Univ. de California	<i>Erwinia</i>
Nieto ¹	1996	Colombia	Cenipalma	<i>Fusarium, Pythium, Thielaviopsis</i>
De Franqueville ¹	1998	Ecuador	CIRAD Francia	<i>Fusarium</i>
Nieto y Gómez ¹	1999	Colombia	Cenipalma	<i>Fusarium, Pythium, Thielaviopsis</i>
Sánchez ¹	1999	Colombia	Cenipalma	<i>Phytophthora</i>
Trindade et al. ²	2000	Brasil	Embrapa-CPATU	Fitoplasma
Gómez ¹	2000	Colombia	Cenipalma	<i>Thielaviopsis paradoxa</i>
Martínez et al. ⁵	2008	Colombia	Cenipalma	<i>Phytophthora palmivora</i>
Torres et al. ⁶	2009	Colombia	Cenipalma	<i>Phytophthora palmivora</i>

Fuente: ¹De Franqueville (2001); ²Boari (2008) en Brasil; ³Duff (1963); ⁴Silva et al. (1995); ⁵Martínez et al. (2009); ⁶Torres et al. (2010) y ⁷Singh et al. (1988).

** Ver Tabla 2 para identificación adicional de los 27 microorganismos.

de Koch que especifica muy estrictamente que la reproducción de síntomas tiene que demostrarse sólo en palmas saludables y normales que crecen vigorosamente para luego inocularlas con una cepa pura (previamente aislada y cultivada) del organismo propuesto como causante. Uno de los conceptos centrales del autor de la presente hipótesis, de acuerdo con las conclusiones de Duff (1963) y Silva et al. (1995), es que las palmas susceptibles a la PC están malnutridas y por tanto tampoco están saludables, antes de la invasión de los tejidos apicales por los microorganismos saprofitos responsables de la pudrición de estos tejidos.

Investigaciones sobre las causas de la PC en el Congo

Las primeras investigaciones fitopatológicas detalladas y publicadas en el mundo sobre la PC fueron realizadas por Duff (1963), el entonces fitopatólogo en las plantaciones de los Hermanos Lever en la Provincia de Kwilu-Kasai en el suroeste de la República Democrática del Congo (Zaire). Duff, después de unos trabajos muy intensos y detallados en el campo y en laboratorios locales, propuso a la muy ubicua bacteria saprofitica *Erwinia lathyri* como el organismo causal. La identificación del organismo –cepa siempre aislada desde los tejidos de las flechas al frente de la línea de pudrición– fue confirmada por el Instituto Micológico de la Commonwealth en Inglaterra. La misma bacteria fue aislada en palmas sin síntomas de PC y también en palmas nativas sanas que crecían en las arboledas artesanales de las aldeas alrededor de las plantaciones comerciales.

Duff observó que la condición de PC sólo estaba presente donde existen factores ambientales que afectan la salud de las palmas, con graves incidencias sólo en plantaciones comerciales y en palmas insalubres que crecen en suelos altamente meteorizados (ferralíticos y ácidos). Estos oxisoles y entisoles del sur-oeste de la R. D. del Congo, son suelos típicos en los trópicos bajos y húmedos, con un pH muy bajo (normalmente <5.0 bajo cultivo), muy bajas capacidad de intercambio catiónico efectivo (CICE) y saturación de bases, y altos en acidez total y en la saturación de aluminio (Al) intercambiable.

En una observación muy importante, Duff notó también que los síntomas de Marchitez Vascular, el problema palmero biótico más limitante en África (Flood, 2006), frecuentemente precedieron la PC en las mismas palmas. Esta observación debe ser tomada en cuenta en futuros estudios sobre la posible relación de las incidencias de Marchitez Vascular asociada con condiciones edáficas ácidas e infértiles. Como se menciona arriba, Duff observó que las arboledas artesanales de los materiales nativos de *Elaeis guineensis* de las aldeas en las inmediaciones de las zonas comerciales devastadas con la PC no tenían síntomas de la condición. Informes recientes no

oficiales desde Costa de Marfil y Camerún han indicado que hay serias incidencias de la PC pero solamente en plantaciones comerciales en estos dos países.

Investigaciones sobre las causas de la PC en Brasil

Los trabajos del fitopatólogo Silva et al. (1995) revisados por Boari (2008) se realizaron en la plantación Dende do Para S.A. (Denpasa) con más de 100 000 palmas afectadas por PC entre 1974 y 1991. Silva confirmó las observaciones de Duff de que las áreas donde había una mayor incidencia de la PC coincidieron con parches de suelo con características no deseables para la palma, sea porque fueran muy arenosos o alternativamente suelos muy compactos, áreas con afloramiento de laterita a la superficie o áreas sujetas a inundaciones periódicas con mal drenaje. En su extenso trabajo, un rango muy amplio de organismos fueron identificados (**Tabla 2**) en palmas con síntomas, pero un sinnúmero de inoculaciones nunca produjeron síntomas completos en palmas saludables, y los postulados de Koch nunca fueron cumplidos. Los síntomas de la PC fueron inducidos tres meses después con la poda del 70% de las hojas en plantas del vivero que fueron previamente inoculados cada tres meses por un año sin signos de necrosis.

Estos últimos resultados confirman los obtenidos por Duff, quien también había inducido síntomas de la PC en palmas maduras 52 días después de la poda de todas las hojas –excepto las flechas– en plantas previamente identificadas como ‘sanas’ (con previas inoculaciones negativas). Las implicaciones fisiológicas de este último fenómeno están cubiertas en más detalle en la presentación en el sitio web del autor. A pesar de que los trabajos de Duff en el Congo aparentemente no eran conocidos en Brasil en estos años, las conclusiones convergentes de estos dos fitopatólogos son la base para sustentar una hipótesis abiótica como se hace en este artículo. Las investigaciones de los fitopatólogos Duff y Silva han recibido muy poca atención en la larga historia de la investigación científica de la PC.

La revisión detallada de la fitopatóloga Boari (2008) sobre los extensos trabajos bióticos que se llevaron a cabo por más de tres décadas en Brasil es otra historia de la PC. Estos estudios cubrieron un espectro amplio de especies de hongos, oomicetos, bacterias, virus, viriodes, fitoplasmas, insectos y nemátodos, y todas quedaron inconclusas en relación con las causas de la PC. Allí vale destacar un estudio de Laranjeira et al. (1998) quienes analizaron la evolución espacial de la PC en una plantación en el municipio de Benavides (Pará). Estos últimos investigadores llegaron a la conclusión de que la condición de la PC es abiótica en la naturaleza, porque no se ajustaba a ninguna norma establecida, ni para la apariencia ni para el crecimiento de los focos. Además, ellos no encontraron una dirección de difusión

Tabla 2. Microorganismos aislados en los tejidos apicales de palmas *Elaeis guineensis* con PC en la plantación Denpasa en el Estado de Pará, Brasil.

----- Hongos y Oomicetos -----		
<i>Lasiodiplodia theobromae</i>	<i>Pythium</i> sp.	<i>Chaetomium</i> sp.
<i>Microsphaera olivácea</i>	<i>Fusarium solani</i>	<i>Fusarium</i> sp.
<i>Rhizoctonia</i> sp.	<i>Curvularia pallescens</i>	<i>Fusarium oxysporum</i>
<i>Graphium</i> sp.	<i>Dacrylaria</i> sp.	<i>Mucor racemosus</i>
<i>Mycelia sterilia</i>	<i>Pestalotiopsis</i> sp.	<i>Curvularia hamata</i>
<i>Phytophthora</i> sp.	<i>Thielaviopsis</i> sp.	<i>Phoma</i> sp.
<i>Colletotrichum</i> sp.	<i>Phomopsis</i> sp.	<i>Gloeosporium</i> sp.
----- Bacterias -----		
<i>Aerobacter aerogenes</i>	<i>Erwinia herbicola</i>	<i>Pseudomonas aeruginosa</i>
<i>Pseudomonas putida</i>	<i>Pseudomonas fluorescens</i>	<i>Bacillus polymyxa</i>

Fuente: Silva (1989), con identificación de las especies conducidas por I.L. Renard (IRHO), J.L. Bezerra (Ceplac) y Charles Robbs (UFRRJ) de acuerdo a la información histórica de las investigaciones sobre PC en Brasil realizada por Boari (2008).
 Los nombres de géneros o especies **marcados en rojo** fueron también identificados por otros investigadores como causas bióticas de la PC en Tabla 1.

preferencial, pero se observó una mayor presencia de palmas sintomáticas en las orillas de los arroyos. Conclusiones paralelas a las de Laranjeira et al. (1998) fueron derivadas por el autor de esta hipótesis a partir del análisis de los datos de Rojas (2005) sobre un censo espacial y temporal de la PC en una plantación en Colombia presentada en la penúltima sección de este documento y en el sitio web del autor.

Búsqueda reciente de las causas de la PC

La más reciente investigación patológica sobre la PC, conducida por Cenipalma en Colombia (Torres et al., 2010) mediante un protocolo experimental muy similar al de Duff, apunta exclusivamente al oomiceto (pseudohongo) *Phytophthora palmivora* como el organismo causal. Sin embargo, la identificación de *P. palmivora* como causa de la PC no ha cumplido con los Postulados de Koch. Un programa nacional de manejo de la PC ha sido montado en 2009 por Fedepalma-Cenipalma para los años 2009-2012. Este programa nacional está basado en una gama de procedimientos de controles fitosanitarios, incluyendo aplicaciones de una amplia gama de fungicidas específicamente para el control de *P. palmivora* (Martínez et.al., 2009). La PC (AF) en Brasil (Boari, 2008) ha sido muy estudiada, pero no se dispone de soluciones efectivas todavía, especialmente en las zonas ambientalmente promisorias para la palma en el Estado de Pará al sur de Belem. Los otros países productores en América con graves incidencias de PC, aún no han adoptado programas nacionales de esta índole.

A pesar de las investigaciones realizadas por los expertos patólogos en trabajos muy bien dirigidos, extensos y detallados en muchos países a través de los últimos 80 años, las pérdidas siguen ocurriendo en todos los países donde hay zonas afectadas, especialmente en América. Según el criterio del autor, la larga historia de la PC es en sí misma razón suficiente para impulsar la búsqueda de causas abióticas para este devastador trastorno.

Hipótesis abiótica

La primera versión de esta hipótesis fue presentada formalmente por el autor en el programa de seminarios del CIAT en Colombia en junio de 2009. La segunda versión (Laing, 2010), con nuevas evidencias, fue presentada como ponencia invitada en el Congreso Ecuatoriano de Ciencia de Suelo en noviembre del 2010. La última presentación² contiene una amplia gama de evidencias en soporte de la hipótesis que complementan el presente documento.

En todas las descripciones de la PC, anomalías de las hojas más jóvenes –especialmente la aparición muy temprana de lesiones necróticas en las flechas– son los síntomas visuales iniciales más comunes. Según la hipótesis abiótica, la aparición de estos tejidos necróticos es causada por una invasión microbiana ocasionada por un variable repertorio de microorganismos saprofíticos y oportunistas (como hongos, oomicetos y/o bacterias) omnipresentes en ambientes tropicales húmedos. Esta hipótesis indica que la invasión de los tejidos por estos organismos es originada por un daño fisiológico

² Ver el archivo completo en <http://lapalmadeaceite.wikispaces.com>

primordial que ocurre antes de la emergencia de las flechas afectadas durante la fase de rápido crecimiento heterotrófico, es decir tejidos que no realizan fotosíntesis, sin transpiración y que reciben sustento de otras partes de la planta.

La hipótesis abiótica propone un mecanismo causal para explicar un trastorno fisiológico y nutricional que implica a toda la palma, es decir, desde las raíces de alimentación –las terciarias y cuaternarias– hasta los tejidos apicales, que causan anomalías estructurales –especialmente relacionados con insuficiencias en el pectato de calcio– durante la formación de las paredes celulares de los tejidos heterotróficos de las nuevas hojas en crecimiento rápido.

La hipótesis propone una deficiencia de Ca transitoria muy específica antes de la emergencia de las flechas, como la causa principal de la PC. La incidencia de esta deficiencia transitoria depende de las interacciones de un conjunto complejo de factores climáticos, genéticos, edáficos, nutricionales, agronómicos e hidrológicos condicionantes que inducen a la susceptibilidad relativa de palmas individuales o grupos de palmas creciendo en sitios que favorecen a la condición en función de características críticas del suelo que varían espacialmente.

Los casos de PC ocurren en palmas aisladas o en grupos de forma casi simultánea. Grupos de palmas contiguas en una zona específica pueden mostrar los primeros síntomas al mismo tiempo –típicamente a través de períodos de 1-4 semanas– en sitios que son denominados frecuentemente como “focos de infección”. Esta característica, muy común en casi todas las manifestaciones de PC, daría la imagen de la distribución espacial de una enfermedad clásica. El concepto todavía ampliamente sostenido de que la PC es en realidad una enfermedad clásica, parece derivado en parte de estas últimas observaciones.

Sin embargo, una de las características en la distribución espacial de la PC más contundente en contra de la presunción de enfermedad clásica, es la observación de que en casi todas las plantaciones existen palmas –supuestamente del mismo genotipo original– creciendo saludablemente e inmediatamente adyacentes a las áreas previamente afectadas por PC, y que además permanecen sanas por años después de la aparición de los síntomas iniciales en las palmas afectadas. Esta última característica es muy común en casi todas las zonas afectadas por la PC y no es explicada adecuadamente por los proponentes de una causa biótica por medio de una epidemia clásica. En pocas palabras: ¿Por qué estas palmas sobrevivientes no fueron atacadas también por el microorganismo tan virulento que supuestamente fue la causa de tanto daño entre las palmas afectadas anteriormente en el mismo sitio?

La explicación para este fenómeno de las palmas sobrevivientes en la presente hipótesis está relacionada con un umbral fisiológico entre las interacciones de las condiciones meteorológicas, edáficas y agronómicas que contribuyen a que los tejidos de algunas palmas (solas o en grupos) se mantengan sanas, debido a un menor riesgo de deficiencia de Ca en estos micro-sitios específicos.

Ecofisiología del calcio en plantas superiores

McLaughlin y Wimmer (1999) han presentado una amplia y completa revisión sobre el rol fisiológico del Ca en las plantas superiores como componentes de los ecosistemas terrestres. Hepler (2005) ha detallado las múltiples funciones y la complejidad fisiológica del Ca en las células de plantas superiores. Bangerth (1979) ha revisado la literatura sobre los desórdenes fisiológicos relacionados con la nutrición de Ca y concluyó que los desórdenes fisiológicos de Ca en ~30 especies estaban relacionados más frecuentemente con una mala distribución de Ca en la planta que con una deficiencia por una inadecuada absorción del suelo. Según todos los estudios disponibles, la absorción y el transporte de Ca desde la solución del suelo se da exclusivamente en forma del ion divalente de calcio (Ca^{2+}).

Transporte de calcio en el xilema

Prácticamente en todas las familias de plantas superiores –incluyendo todas las especies de palmas– la absorción y transporte de Ca^{2+} es esencialmente un proceso de flujo masivo, pasivo, unidireccional y vertical en la ruta apoplástica (vía las paredes celulares de raíces finas hasta el xilema). En plantas superiores, la gran mayoría del Ca es absorbido y transportado por medio de las paredes de las células radicales y no por la ruta simplástica, es decir a través del citoplasma de las células. La ruta apoplástica tiene la función de transportar el Ca^{2+} hasta los tubos interconectados del xilema entre los paquetes vasculares (McLaughlin y Wimmer, 1999).

Los paquetes vasculares en las palmas son típicos de las demás monocotiledóneas, con los diferentes elementos celulares del xilema y floema reunidos en la misma estructura (paquete) dentro del estípite. La ubicación de un paquete vascular en particular en el estípite no implica que este paquete se encuentre conectado y dedicado a surtir las hojas más cercanas en el espiral foliar palmero. Las interconexiones del sistema vascular son suficientemente complejas para asegurar que un paquete vascular en particular está sirviendo a todas las estructuras apicales de la palma de igual manera (Jack Fisher, 2009: Comunicación personal sobre la anatomía de palmas).

La tasa de absorción del calcio (Ca^{2+} en $\text{mg planta}^{-1} \text{ día}^{-1}$) desde la solución del suelo es totalmente dependiente y

proporcional a la tasa de transporte de agua hacia los tejidos superiores de la palma vía el flujo de transpiración. La absorción y transporte de todos los otros macronutrientes móviles en el floema (N, P, K, Mg y S) y los menos móviles como cloro (Cl), cobre (Cu) y zinc (Zn) se realizan principalmente vía la ruta simplástica hasta el flujo líquido bidireccional en el floema y xilema. En general el proceso de absorción y transporte en el caso de estos nutrientes móviles en el floema requieren la participación de procesos activos y con consumo de energía, por lo tanto la absorción es relativamente independiente de la tasa diaria de flujo de transpiración (McLaughlin y Wimmer, 1999).

Absorción de Ca^{2+} por las raíces

Marschner (1995) menciona que la ruta inicial para absorción de Ca^{2+} por las raíces en plantas superiores es casi totalmente por medio de la ruta apoplástica, a través de las paredes de las células en la raíz que todavía no tienen la Banda de Caspari bien desarrollada. Existen trabajos que describen en detalle las raíces de la palma. Jourdan y Rey (1997) investigaron la arquitectura del sistema radical de *E. guineensis*, incluyendo las raíces apogeotróficas. Taillez (1971) estudió el sistema radical de la palma en suelos ácidos en el Magdalena Medio de Colombia. Se conoce de la ausencia de pelos radicales en palmas maduras en muchas especies, incluyendo las dos especies de *Elaeis* (Corner, 1966; Cherdchai et al., 2009; y com. pers. de Jack Fisher de Fairchild, 2009). Esto es un factor importante pues concentra la mayor parte de la absorción de Ca^{2+} en las raíces más finas y jóvenes.

La ruta apoplástica para el Ca^{2+} implicaría que la absorción inicial se da a través de las raíces más finas en las zonas cerca de los nuevos puntos de crecimiento que posee tejidos sin lignificación o suberización. En este sentido la ruta para el Ca^{2+} es distinta de la de algunos otros macronutrientes, especialmente N, K y Mg. Liew et al. (2010) reportaron sobre la contribución crítica de los puntos jóvenes de las raíces primarias (color crema-blanca) de la palma de aceite en la absorción de isótopos de fósforo. Estudios similares, pero usando los isótopos estables de Ca (como Ca^{44}), son necesarios en las dos especies de *Elaeis* para confirmar con mayor precisión las rutas de absorción del Ca.

La ruta casi única para la absorción inicial del Ca^{2+} implica que las raíces de las palmas deben continuar su crecimiento en forma densa, vigorosa y saludable para asegurar la capacidad de absorción continua, especialmente de Ca, en respuesta a la demanda ocasionada por el rápido crecimiento de las palmas. Esto es críticamente importante en sistemas de producción intensiva con altos niveles de fertilización (especialmente con N, P, K y Mg). La salud del sistema radical de las plantas superiores es vital para la salud de

la palma entera, especialmente para asegurar la absorción de nutrientes inmóviles en el floema como Ca, B, Fe y Mn. La presencia de alta concentración de Al^{3+} en la solución del suelo con pH $< \sim 4.6$ cerca de las raíces de alimentación –especialmente bajo condiciones inorgánicas alrededor de la rizosfera– tiene efectos muy drásticos sobre la absorción del Ca^{2+} como consecuencia de la interferencia con el crecimiento normal de las raíces, entre otros efectos negativos (McLaughlin y Wimmer, 1999).

Resumiendo, la absorción de Ca desde el suelo es vertical a través del xilema, no es móvil en los tubos del floema en ninguna dirección. Debido a la dominancia de las hojas como sitios de transpiración, la gran mayoría del Ca^{2+} es transportado diferencialmente hacia el follaje. Los tejidos en rápido crecimiento y sin capacidad de transpiración, como las flechas heterotróficas en el caso de las palmas, son los que tienen menos provisión de Ca y de otros elementos menores inmóviles (Hanger, 1979).

Relación entre la transpiración y la absorción de los cationes Ca^{2+} , Mg^{2+} y K^+

La tasa de transpiración promedio de las plantas superiores por unidad de superficie terrestre se rige principalmente por las interacciones entre: (a) el área foliar funcional total de la copa de una planta por unidad de superficie de tierra (índice del área foliar); (b) la resistencia estomatal integral al intercambio de gases y vapor de agua; (c) por la disponibilidad de agua en el sector del perfil del suelo donde el sistema de raíz existente ha explorado efectivamente; y (d) por las condiciones micro-meteorológicas externas definidas por la intercepción de radiación neta diaria por la copa, y las interacciones entre la temperatura, la humedad del aire y la circulación del aire en la copa de las palmas.

En plantaciones de palmas, la alta humedad del aire y la baja incidencia de radiación solar reducen notablemente la transpiración desde la copa, especialmente durante largos períodos de fuerte nubosidad tropical asociada con períodos de lluvias prolongadas. Estas condiciones son muy comunes durante episodios de La Niña en los trópicos occidentales de América. Kirkby (1979) ha revisado la literatura sobre la muy estrecha relación entre la tasa de transpiración y la absorción de Ca por las raíces en plantas superiores.

Delvaux y Rufuikiri (2003) han demostrado la relación lineal entre la tasa de absorción de Ca (Ca^{2+} mg planta⁻¹ día⁻¹) y la transpiración diaria en bananos (litros planta⁻¹ día⁻¹), en tanto K y Mg dependen de procesos energéticos y por eso no tienen una relación directa con la transpiración. Estos autores también han cuantificado la extrusión de protones H^+ por las raíces en respuesta a la absorción en exceso de cationes (principalmente

NH_4^+ , K^+ , Mg^{2+} y Ca^{2+}) ocasionando acidificación en el medio de crecimiento radical. Serrano (2003) identificó este último fenómeno como una de las principales causas de la acidificación de los suelos bananeros. La repetición de estos experimentos en *Elaeis* es muy importante para medir e ilustrar las diferencias fisiológicas del Ca en relación con los demás cationes.

Kallarackal y George (2004) han estudiado la transpiración desde la copa de la palma de aceite en plantaciones en tres zonas climáticas contrastantes en la India. Estudios similares son muy necesarios en América –especialmente en suelos ácidos con subsuelos altos en Al– para definir el rol de la variación diaria en la transpiración en relación con la absorción de nutrientes inmóviles, especialmente Ca^{2+} .

Los trabajos de Chang y Miller (2004 y 2008) sobre la necrosis apical en la monocotiledónea *Lilium* han demostrado con elegancia la relación entre transpiración, necrosis apical y el contenido de Ca. Una simple manipulación de las hojas inmaduras apicales –todavía enrolladas– aumenta la transpiración a través de estos tejidos inmaduros causando un incremento en los niveles de Ca, y esta acción resulta en una notable reducción en la incidencia de necrosis apical (un serio trastorno fisiológico de esta especie en invernaderos).

En resumen, con estos argumentos, se propone que la absorción de Ca^{2+} en palmas también disminuye bajo condiciones meteorológicas que conllevan a evapotranspiración reducida, en comparación con la tasa de absorción en condiciones más soleadas durante períodos secos, pero con suficiente reserva de agua en el perfil del suelo para evitar el estrés hídrico interno. Obviamente, durante largos períodos secos y sin riego la situación es distinta.

Movilidad e inmovilidad de nutrientes en el floema

Los datos en la **Figura 2** son un excelente ejemplo de estas importantes diferencias en la captación, acumulación y removilización de K, Ca, Mg en una tenera sin la práctica de la poda en Papúa-NG. Los datos demostraron que el Ca% se incrementa en las hojas en forma lineal desde la hoja No. 1 hasta hoja No. 64, y el K% y Mg% disminuyen. El estudio de Munévar et al. (2005) de Cenipalma sobre la variación en las concentraciones foliares de nutrientes según la edad fisiológica de las hojas en teneras en dos localidades edáficamente contrastantes en Colombia, Magdalena Medio y Piedemonte Oriental, es una confirmación contundente de las observaciones en Papúa-NG. El estudio en Colombia demostró que los nutrientes no movilizados en el floema (Ca, B, Fe y Mn) se acumularon entre la hoja No. 1 y la hoja No. 25 y los móviles en el floema (N, P, K, Mg, Cl, Cu y Zn) decrecieron –en diferentes grados– por razón de la removilización.

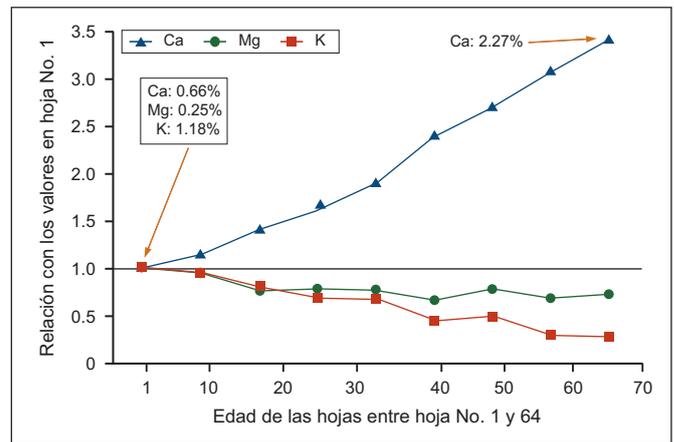


Figura 2. Contenido de nutrientes en la hoja, relativos a la hoja No. 1 en una tenera sin poda de hojas viejas, en parcelas comerciales rústicas cerca de la Estación Experimental DAMI en Papúa Nueva Guinea (Webb et al., 2009). El Ca% se incrementa durante el crecimiento de las hojas en forma casi lineal, porque este nutriente no es movilizado en el floema y la acumulación se da por cuanto las hojas siguen transpirando y absorben Ca en el flujo de agua. Por otra parte, el Mg y K son móviles en el floema y por esto los valores de estos nutrientes se reducen debido a la extracción desde las hojas viejas.

Funciones del calcio en la pared celular

Los estudios recientes de Scavetta et al. (1999), Herron et al. (2000), Hepler (2005) y Lecourieux et al. (2006) detallan el rol primordial del Ca en la defensa de las células de plantas superiores contra la invasión patológica de microorganismos. El pectato de Ca es un componente principal de enlace en la pared celular de plantas superiores y tiene funciones múltiples, tanto estructurales y fisiológicas, especialmente en la formación integral de tejidos durante la expansión y elongación rápida. Esto a su vez forma una barrera que evita la invasión por microorganismos saprofitos ambientales y al mismo tiempo mantiene la flexibilidad de las paredes que permiten la elongación y expansión de las células y el tejido en sí mismo (Hepler, 2005).

Las especies de microorganismos saprofitos y patológicos listados en la **Tabla 2** como *Fusarium*, *Pythium*, *Phytophthora*, *Ceratocystis (Thielaviopsis)* y la bacteria *Erwinia* fabrican y secretan enzimas, como la polygalacturonasa, para atacar específicamente al pectato de Ca dentro de las estructuras de la pared celular, debilitando así las defensas contra la penetración de las hifas o bacterias en los tejidos (De Lorenzo et al., 2001).

Tejidos susceptibles a la deficiencia de calcio

En las condiciones especiales de la fisiología y anatomía de las palmas, existe un tejido específico donde muy probablemente hay episodios de inadecuado suministro de nutrientes inmóviles críticos (especialmente Ca^{2+})

durante el crecimiento rápido que exige más nutrientes. Estos tejidos son las flechas heterotróficas antes de la aparición visible en el embudo. Durante esta etapa las células de las nuevas flechas están en rápida elongación forzada por la presión de turgor en el interior de los tejidos. Con la vacuolización de estas células la demanda de Ca^{2+} se incrementa, no solamente por surtir a la vacuola –donde la concentración de Ca^{2+} es más alta en comparación del citoplasma– sino también para fortalecer las paredes celulares con pectato de Ca en la fase de rápida expansión.

Estudios en DAMI Oil Palm Experimental Station en Papúa-NG (Breure, 1994) que utilizaron el método de disección secuencial de la corona del estípite, han demostrado que la fase de crecimiento rápido y heterotrófico de las nuevas flechas –desde sus orígenes en las células primordiales de lento crecimiento en el meristemo– comienza en la etapa de la hoja -10 (es decir, en 10 hojas más jóvenes que la flecha emergida) y ~5 meses antes de la aparición de las flechas en el embudo (bajo condiciones ambientales casi óptimas para la palma y sembradas en densidades normales). Breure observó cerca de 50 grupos de células primordiales de hojas en cualquier momento en el meristemo central, esperando en fila por el turno para comenzar la fase de rápido crecimiento.

Como he mencionado arriba, uno de los síntomas comunes observados durante la fase de recuperación de la PC es la aparición de un número muy variable de hojas nuevas pequeñas y deformadas (originalmente propuestas, por error, como un síntoma inicial de la PC). Este fenómeno se explica por daños en los tejidos profundos durante un déficit transitorio de Ca^{2+} severo (por ejemplo en condiciones edáficas con acidez extrema o debido a la sobre aplicación de potasio (K) al plato) y/o durante períodos prolongados con baja insolación y evapotranspiración (por ejemplo, bajo condiciones meteorológicas prevalentes durante largos períodos sin interrupción de episodios de La Niña en los trópicos). Dependiendo de la profundidad de los daños fisiológicos, los tejidos de las futuras hojas (hasta un máximo de ~10 presentes en cualquier momento bajo condiciones normales) en crecimiento heterotrófico rápido resultan dañadas, produciendo al fin un número variable de hojas pequeñas y deformes, dependiendo de las condiciones de cada palma, antes de la emergencia de hojas normales y la eventual recuperación de la palma afectada.

Los tejidos reproductivos, masculinos y femeninos en su propio momento alternativo continúan saliendo conjuntamente con la aparición de las hojas, pero con reducciones muy variables en la tasa de emergencia en los meses previos a los síntomas visibles de la PC en las flechas. Estos tejidos reproductivos son raramente

afectados por signos de pudrición –por lo menos en primera instancia– durante los episodios de la PC. Es posible que estos tejidos hayan sido protegidos mediante la presión evolutiva por algún mecanismo fisiológico, correlación anatómica o temporal relacionada con las interconexiones del xilema y floema, que garantiza la supervivencia de los tejidos reproductivos cuando hay una limitación en el suplemento de Ca.

Deficiencias y toxicidades de nutrientes no movilizados por el floema

En la gran mayoría de plantas superiores, incluyendo todas las palmas, los nutrientes Ca, B y Mn son los tres más mencionados como no movilizados por el floema y por tanto no son removilizados después del transporte inicial vía ruta apoplástica hasta los tejidos receptores (Marschner, 1995). En las palmas en general, el hierro (Fe) también es inmóvil en el floema (Munévar et al., 2005). Durante las deficiencias en casi todas las plantas superiores estos cuatro nutrientes mostraron síntomas, distintos para cada uno y cada especie de planta, en las hojas más jóvenes y en los tejidos apicales nuevos.

En la hipótesis abiótica es importante considerar un posible rol de B, Mn, Fe y Si en relación con el origen de la PC. Los síntomas de deficiencias de B, Mn y Fe en los tejidos apicales de la corona de las palmas en general han sido descritos por Broschat y Elliott (2005) y en varias publicaciones específicas sobre la palma de aceite como las del IPNI (Fairhurst et al., 2005; IPNI, 2011). En general, la ocurrencia de síntomas clásicos de deficiencias de Mn y B no está asociada al mismo tiempo con los síntomas de PC. Según las observaciones del autor y otros colegas, los casos de síntomas clásicos de deficiencias de B y Mn en palma de aceite ocurren casi siempre donde no existe ningún síntoma de PC. Los datos de Romero (2009) reanalizados por el autor en la penúltima sección, demostraron que B, Fe, Mn y Si, elementos no removilizados por el floema, no tuvieron una relación consistente con la PC en cuatro plantaciones representativas de Colombia.

A pesar de que los síntomas de PC están frecuentemente presentes o son más acentuados en áreas con suelos muy ácidos ($\text{pH} < 4.6$), es muy improbable que la PC esté relacionada con la deficiencia de Mn. En muchos suelos, pero no en todos, el Mn se presenta más bien con altas concentraciones a $\text{pH} < 4.3$. También la alta disponibilidad de la especie de hierro (Fe^{2+}) soluble en casi todos los suelos ácidos es una evidencia de que este elemento no está implicado directamente, por medio de una deficiencia, en la ocurrencia de la PC. El silicio, considerado también un mineral inmóvil en el floema en *Elaeis*, era considerado hace algunos años como uno de los factores causantes en la PC, pero todavía los avances en este campo no son muy convincentes (Munévar y Romero, 2009; Romero, 2009).

Por otro lado, las toxicidades de Mn y Fe en suelos muy ácidos son mencionadas como posibles factores determinantes en el origen de la PC. En el caso de Mn los niveles de Mn foliar en hoja No. 17 son muy variables dependiendo del pH y la presencia de nódulos de Mn en los estratos superficiales del suelo. Los datos sobre porcentaje de Mn en la hoja No. 17, en palmas con PC son altos o bajos esta variación en los factores edáficos y todavía no hay indicaciones claras sobre una posible relación con la PC. En el caso de toxicidad de Fe los datos de análisis foliar disponibles por el autor de plantaciones en suelos muy ácidos, demostraron niveles foliares bajos o normales en palmas con los primeros síntomas de PC.

Las observaciones mencionadas en esta sección sobre las deficiencias o toxicidades de otros nutrientes como posibles causantes de PC fueron confirmadas en las investigaciones reportadas en la tesis de Romero (2009) en Colombia, especialmente para B, Mn, Fe y Si (todos inmóviles en el floema) y para todos los nutrientes móviles excepto Mg. Los resultados de este último estudio relacionado con Ca, Mg y K y la PC son analizados más adelante en este documento.

Factores agronómicos asociados con la PC

Alvarado et al. (1996) han estudiado la incidencia de PC en Costa Rica en relación con condiciones agronómicas, edáficas y climáticas. Una de las observaciones más destacadas fue que la PC era más frecuente durante períodos de alta precipitación y baja radiación solar. Suelos muy arcillosos y mal drenados también se asocian con elevadas incidencias de PC; esta conclusión está de acuerdo con los resultados de Munévar et al. (2001); Munévar y Acosta (2002); Acosta y Munévar (2003) y Chinchilla (2008). Según todos los datos disponibles, *E. guineensis* en general no está bien adaptada a condiciones de mal drenaje donde los estratos superficiales están saturados durante largos períodos. La salud radical, especialmente la de las raíces más finas, se ve fuertemente perjudicada por la saturación prolongada, lo que se compromete la capacidad de crecer continuamente para asegurar la absorción de Ca y los otros nutrientes inmóviles en el floema (como B, Fe y Mn).

El mejoramiento del drenaje es frecuentemente la primera línea de ataque contra la PC. En los estudios de Acosta y Munévar (2003), realizados en las plantaciones de la Zona Oriente en Colombia, se identificó la tendencia a una asociación entre mal drenaje y alta incidencia de la PC; pero estos mismos estudios demostraron que algunos lotes donde el drenaje era razonable la PC también estaba presente en alto grado. Experiencias en el Magdalena Medio de Colombia demuestran que la PC es normalmente severa en zonas mal drenadas, pero hay incidencias fuertes en suelos bien drenados.

Aparte de Albertazzi et al. (2005) otros investigadores apuntan hacia las anomalías en el sistema radical relacionado con la incidencia de PC, por ejemplo los trabajos de Van Slobbe y Souza (1991). Este holandés, con experiencia con las incidencias serias de la PC en Surinam y en Denpasa (Pará), fue uno de los primeros en hacer énfasis en que la ausencia de los puntos blancos sin deformaciones en las raíces más finas era el primer síntoma constante de la PC antes de la aparición de los síntomas apicales (Boari, 2008).

En las Américas las prácticas agronómicas generalizadas son una copia más o menos fiel del modelo palmero asiático, incluyendo el mantenimiento de los platos limpios. En esa zona la concentración de las raíces finas en palmas sanas que crecen en suelos razonablemente fértiles es casi siempre más densa, y es la misma zona donde se aplican normalmente la mayoría de los fertilizantes solubles. Fairhurst (1996) demostró la estrecha relación entre los sitios de alta densidad de las raíces y las zonas de aplicación de fertilizantes en el plato. Nelson et al. (2006) en un Andisol palmero en Papua-NG, confirmó estas últimas observaciones usando (como un índice de densidad de raíces) las proporciones de agua extraídas desde los estratos de suelos en el perfil a varias distancias del estípite. Estos resultados demostraron que las raíces activas estuvieron concentradas en la zona del plato con menor densidad bajo las pilas de hojas podadas y muy baja presencia en las calles de cosecha.

Los trabajos de Vlek et al. (2005) en un ultisol en Borneo –una región con muy altos rendimientos de aceite por hectárea y sin PC– apuntan claramente a las altas concentraciones de raíces –de todos los cuatro órdenes– cerca del estípite y en el estrato superficial del plato.

La zona del plato (20% del total del área sembrada) es continuamente desyerbada químicamente con glifosato y otros o físicamente con guadaña y/o azadón, de la vegetación de sotobosque (especies de hojas anchas, gramíneas y helechos). Estas prácticas supuestamente tienen efectos negativos sobre la salud de las raíces superficiales. En el mismo sentido, el estudio de Corpoica (Peña et al., 2008) en Tumaco (Colombia), sobre los efectos negativos de kudzu (*Pueraria phaseoloides*) en los primeros años de una siembra, también son muy preocupantes.

La acidificación edáfica está en plena marcha en Asia (Kee et al., 1995; Anuar y Goh, 2008 y Nelson et al., 2010) a pesar de los beneficios de altas dosis acumulativas de rocas fosfáticas, como importantes fuentes de Ca durante toda la larga historia de las palmas en Asia (Zaharah et al., 1985). Las pérdidas relacionadas con la Pudrición Basal del Estípite son la más seria amenaza a la industria palmera en esta región.

Es muy probable que las incidencias de esta enfermedad sean cada año más frecuentes y extensas, y que estén parcialmente relacionadas con la salud de los suelos, y específicamente con las condiciones de la rizosfera (Sapak et al., 2008).

Según las observaciones del autor, las aplicaciones de enmiendas de Ca (cal agrícola, cal dolomita, yeso agrícola y otros) en los suelos ácidos de América parecen muy limitadas en relación con la necesidad de nivelar el estatus de Ca con relación a los otros macronutrientes y prevenir o mermar la acidificación edáfica. La falta de suficientes enmiendas de Ca y otras prácticas adversas a través de los años en suelos susceptibles, especialmente en suelos con baja capacidad de intercambio de cationes efectivo (CICE) y baja capacidad de amortiguación, eventualmente afectan negativamente la salud del suelo y el sistema radical de las palmas, y por eso la alta probabilidad de deficiencia transitoria de Ca en nuevos tejidos.

La aparente ausencia de altas incidencias de PC en las arboledas tradicionales artesanales de las aldeas en África y Brasil, mencionada anteriormente, es un soporte importante para ésta hipótesis abiótica. Es muy probable que en estas condiciones rústicas el sistema radical de las palmas sea más saludable debido a la ausencia del uso de fertilizantes solubles y la presencia de un suelo del plato más orgánico en razón principalmente de la falta de control estricto de las malas hierbas (**Figura 1**).

En la misma línea conceptual, las miles de palmas de *E. guineensis* sembradas en las avenidas y calles urbanas en muchas ciudades tropicales de América aparentemente no han sufrido trastornos con los mismos síntomas típicos de PC. A pesar de las condiciones extremas y adversas que muchas de estas palmas han sufrido –principalmente falta de agua, restricciones físicas al desarrollo radicular, polución edáfica y atmosférica proveniente del tráfico vehicular–, estas siguen vivas y verdes después de más de 30 años. Es muy probable que los suelos –a través de los años– en estas franjas sean beneficiados por la polución vehicular y el polvo asociado con el tráfico.

Estudios realizados en Hong Kong subtropical (Jim, 1998), han demostrado que los suelos destinados para la siembra de árboles urbanos cerca de las carreteras son siempre más alcalinos que los suelos naturales en zonas comparables, pero más alejadas del tráfico. Suelos más alcalinos –pero no salinos– tienen una mayor disponibilidad de Ca y magnesio (Mg), y tienen una menor o nula disponibilidad de Al soluble. Sería de gran interés investigar los suelos de las zonas verdes cerca de las carreteras en el trópico de América donde hay palmas viejas saludables para confirmar estas últimas

observaciones sobre la alcalinidad de los suelos como una posible razón de esta condición.

Según la hipótesis abiótica, las prácticas agronómicas relacionadas con el uso y abuso del plato están directamente asociadas con el origen de la PC. El autor considera que el paradigma agronómico establecido en Asia para el cultivo de la palma –con prácticas agronómicas aparentemente apropiadas para esa región– es parcialmente responsable de la creación de condiciones aptas para la PC en América. Es muy probable que una solución efectiva a la PC demande un cambio drástico en las prácticas agronómicas. En este mismo sentido las incidencias de las otras limitaciones “fitosanitarias” de las palmas, especialmente en América, como las denominadas Marchitez Sorpresiva, Marchitez Letal y Marchitez Vascular, también pueden estar relacionadas con los problemas de salud radical-rizosfera en suelos susceptibles.

Claves de la hipótesis

En resumen: los fundamentos anatómicos y fisiológicos de la hipótesis abiótica son el que durante los cerca de 5 meses de rápido crecimiento –en palmas saludables y bajo condiciones climáticas normales para la palma de aceite– en la fase heterotrófica de las nuevas flechas, el contenido de Ca en los tejidos susceptibles se reduce por debajo de lo normal. Estos nuevos tejidos están estrechamente encerrados dentro del estípote circundante sin capacidad de fotosíntesis ni transpiración y provistas solamente con nutrientes y fotosintatos translocados desde el resto de la palma. Consecuentemente, están sujetos a deficiencias transitorias de nutrientes no movilizados por el floema, especialmente Ca, inducidas por la reducida absorción de este nutriente durante los períodos de baja transpiración, como sucede durante períodos densamente nublados (típicamente 3-5 meses en el trópico de las Américas).

Este último efecto es exacerbado cuando la solución del suelo contiene una baja concentración de Ca^{2+} y relativamente alta concentración de Al^{3+} , normalmente relacionado con suelos muy ácidos de $\text{pH} < 4.6$ en el estrato superficial del plato, que corresponde a la zona donde se encuentran la gran mayoría de las raíces finas de alimentación. Es muy importante notar que la concentración de Al aumenta en forma exponencial en condiciones de pH menor a 4.6 (Cristancho et al., 2010 a y b). Las condiciones de elevada competencia entre K^+ y Mg^+ contra el Ca^{2+} , disminuye la absorción del Ca e incrementa la probabilidad de incidencias de PC. Los suelos altos en la relación Mg:Ca son susceptibles a PC. Todos los factores que afectan la salud radical afectan la absorción de Ca^{2+} , que depende notablemente del continuo crecimiento de raíces terciarias y cuaternarias saludables.

Rol del calcio: evidencias bioclimáticas

Con el calentamiento global en curso, y los cambios climáticos desastrosos asociados que ahora se observan en casi todas las latitudes del mundo, los episodios de La Niña –es decir la fase fría de la Oscilación del Sur (El Niño-Southern Oscillation, o ENSO por sus siglas en inglés)– han sido menos frecuentes en los últimos 25 a 30 años, pero cuando se producen, como en el reciente episodio en 2008-2009 y ahora en 2010-2011, tienen efectos profundos en las actividades agrícolas en los trópicos occidentales de América. El brote muy destructivo de PC en la zona sur de Puerto Wilches, Santander, Colombia (coordenadas: N 7°17'; O 73°50') en las tres plantaciones más grandes de la zona con extractoras (Oleaginosas de las Brisas, Monterrey y Oleaginosas Bucarelia) y en las casi todas las plantaciones vecinas, parece estar relacionado con estos recientes episodios de La Niña.

En la **Figura 3** los datos del Índice Multivariado ENSO (MEI en Inglés) de NOAA, muestran la dinámica del ENSO entre 1994 y 2009. En este periodo hubo 2 episodios fuertes de La Niña: el primero en 1999-2001 y el segundo entre 2008-2009. Durante La Niña de 2008-2009 las precipitaciones fueron más altas que las normales con menos horas de sol y la humedad del aire fue más alta (datos no incluidos) durante un total de 15 meses casi continuos (**Figuras 4 y 5**).

Los registros de las incidencias de la PC en la **Figura 5** en la plantación Monterrey mostraron un máximo mensual censado de ~22 500 palmas (5% del total de las palmas de la plantación) de nuevos casos registrados con los primeros síntomas visibles de PC en las flechas en el mes de diciembre del 2008. Este evento catastrófico

ocurre después de 7 meses (mayo-noviembre del 2008) casi continuos de muy baja insolación.

En contraste, el año 2007 fue un periodo de crecimiento muy forzado con altos rendimientos de frutas, y por eso la acidificación edáfica localizada era exacerbada en los lotes más productivos. Según esta hipótesis, es muy probable que la fase lenta de incidencias nuevas entre diciembre del 2006 y ~febrero del 2008 fuera el resultado de la gradual acidificación de los suelos. Durante este periodo, el exceso de absorción de cationes (especialmente NH_4^+ , K^+ y Mg^{2+}) en relación con los aniones (principalmente NO_3^- , $H_2PO_4^-$ y Cl^-) fue equilibrado con la extrusión –por medio de las raíces más activas– de protones (H^+) en la forma de ácidos orgánicos. La acidificación de los estratos de suelo cerca de las raíces –especialmente en la zona del plato– estaba acelerada durante el periodo. Consecuentemente, las condiciones de El Niño, con muy alta radiación solar, producen condiciones edáficas negativas que luego fueron combinadas con un periodo de muy baja radiación solar –que reduce la adsorción de Ca– durante La Niña muy intensa del 2008. Durante los 7 meses hasta diciembre del 2008, la absorción de Ca fue reducida, especialmente en micrositios más susceptibles a la PC. Esta combinación de condiciones provocó el peor episodio de la PC en la historia palmera de Colombia.

En Agosto del 2009, Monterrey registró un total acumulado de 219 006 palmas con síntomas de PC, lo que representaba un 50% del total sembrado en las 3145 ha. Los datos más recientes no confirmados, disponibles en un sitio web regional a julio del 2011, indican que la incidencia en Monterrey en el primer semestre del 2011 alcanzó más del 80% de las palmas acumuladas con síntomas de la PC.

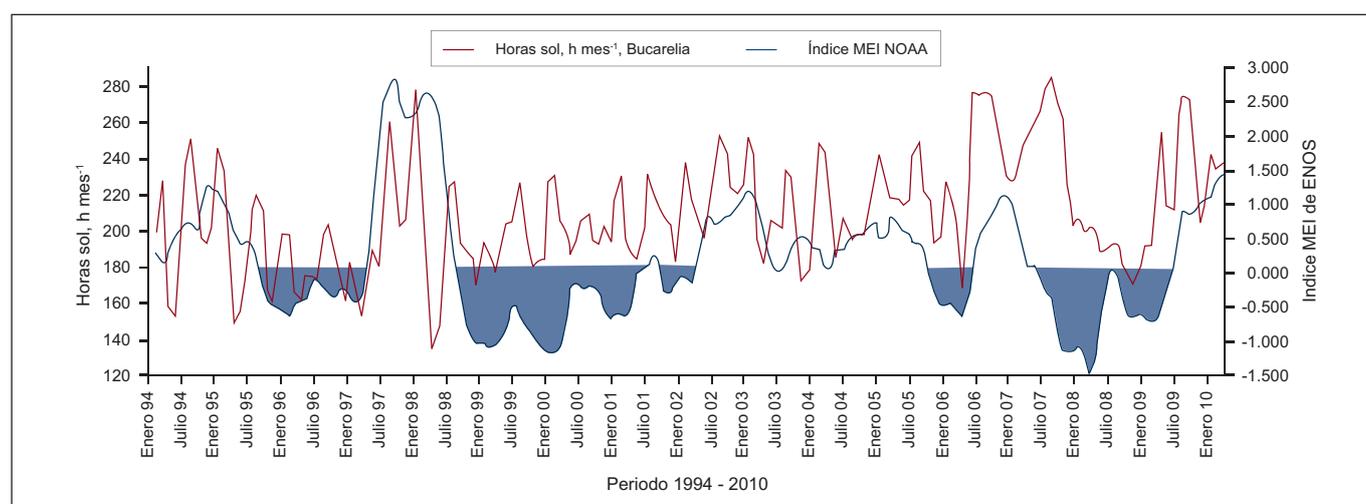


Figura 3. Horas de brillo solar mensual en la plantación Bucarelia, Puerto Wilches, Colombia (línea roja) e Índice MEI del ENSO según la NOAA (línea azul), para el periodo 1994-2010 de sobre las condiciones meteorológicas y oceanográficas del Océano Pacífico. Las zonas en azul corresponden a periodos con tendencia a La Niña según el índice (valores negativos). Entre 1994 y el 2010 ocurren dos fuertes episodios de La Niña: 1999–2001 y 2008–2009. La Niña de 2008–2009 fue más continua en los efectos de la reducción en horas de sol brillo (y por eso la radiación solar). La Niña de 1999–2001 fue más larga en tiempo pero con periodos intercalados de meses con más alta radiación solar. Datos MEI: www.esrl.noaa.gov/psd/people/klaus.wolter/MEI

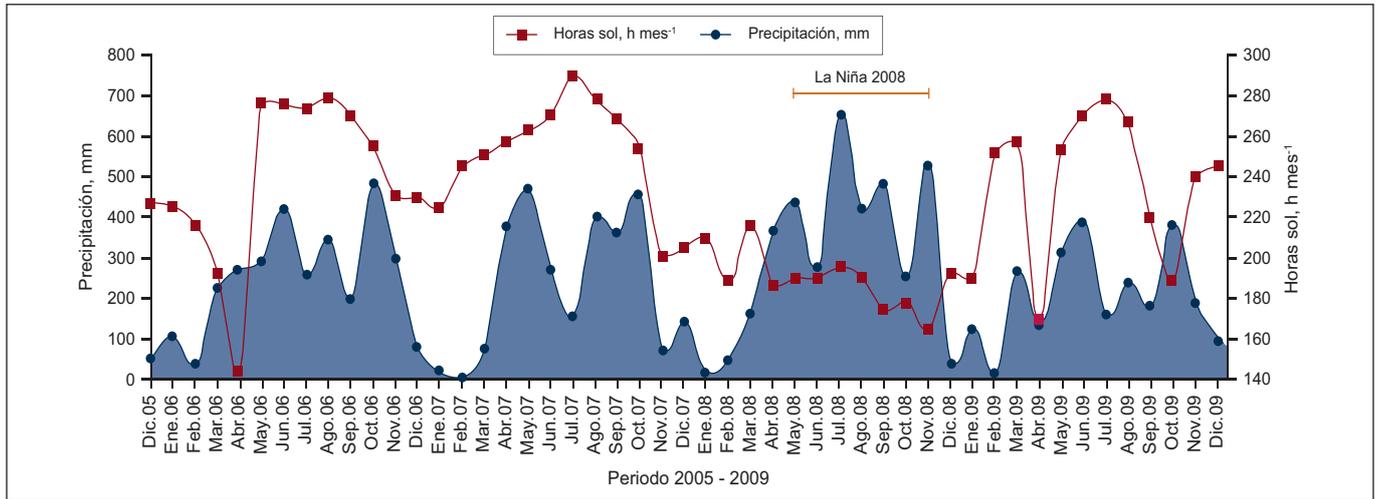


Figura 4. Promedios mensuales de precipitación (mm mes^{-1} , línea azul) y horas de sol (horas mes^{-1} , línea roja) en la Plantación Bucarelia, Municipio de Puerto Wilches, Depto. de Santander, Colombia durante 2005–2009. Durante La Niña de 2008–2009 hubo ~15 meses con baja radiación solar (noviembre 2007 hasta enero 2009) y también hubo precipitaciones más altas y continuas de lo normal durante los meses lluviosos del 2008. Las horas de sol mensuales fueron especialmente reducidas durante los meses de mayo 2008 hasta enero 2009. El pico de PC (como casos nuevos por mes) en esta zona de Puerto Wilches se dio en diciembre 2008 después de 7 meses, entre mayo 2008 y noviembre del 2008 de La Niña intensa. La marcada diferencia entre 2008 y los otros años fue que en este año la canicular normal de los meses de junio-julio-agosto –en este clima normalmente bimodal– no ocurrió por los efectos de La Niña.

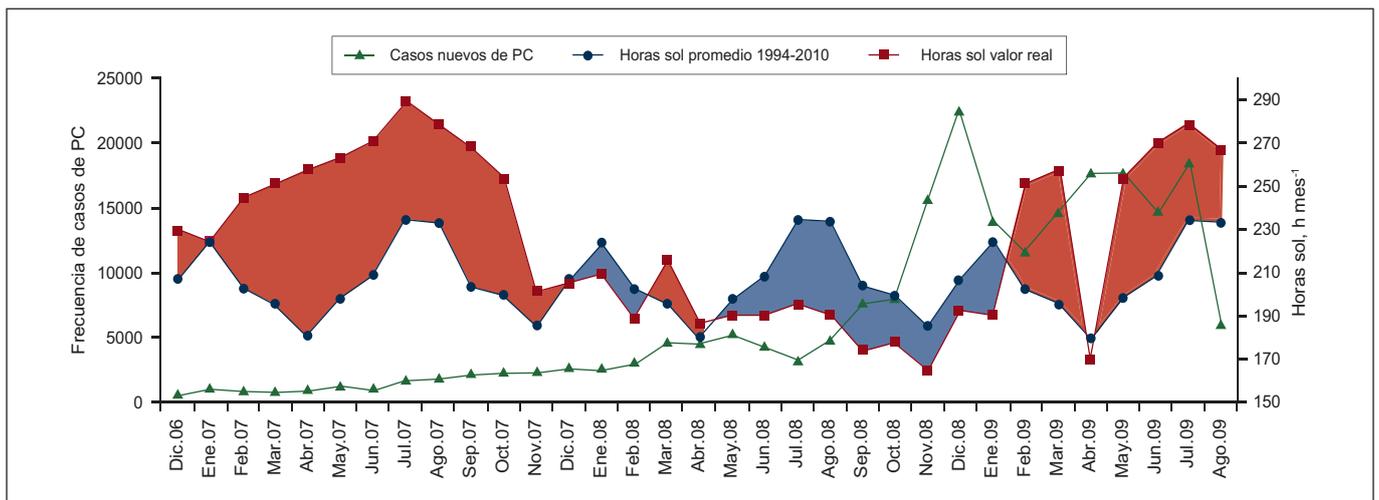


Figura 5. Horas de sol 2007–2009 e incidencia de PC (casos nuevas/mes) en la Plantación de Palmas de Monterrey, Puerto Wilches en el sur de Magdalena Medio, Colombia. Las zonas en rojo indican periodos La Niña, es decir periodos con horas de sol mes^{-1} mayores que el promedio mensual entre 1994–2009. Las zonas azules indican los meses con horas de sol brillo por debajo del promedio mensual durante La Niña. El pico de casos nuevos de PC en la plantación Monterrey fue ~22 500 palmas en diciembre del 2008. Este evento catastrófico ocurrió después de 7 meses continuos (mayo–noviembre del 2008) de muy baja insolación (datos climáticos de la vecina plantación Bucarelia).

Los resultados de este análisis bioclimático apoyan la hipótesis según el cual el período más crítico de daño de las paredes celulares de los tejidos, debido a la deficiencia transitoria de Ca, podría ser justo después del comienzo del crecimiento rápido de las nuevas hojas hasta ~5 meses antes de la emergencia en el embudo. Esta conclusión es sustentada por la observación de que las primeras lesiones de PC en las flechas se presentan muy frecuentemente en el extremo distal de las nuevas hojas, la primera zona que comienza la fase de expansión rápida de las células desde el meristemo central, como ya se ha indicado (Breure, 1994).

El rendimiento de aceite crudo de palma (CPO) en la Zona Central palmera colombiana en 2008 fue el más alto en la historia del país con 5.0 t ha^{-1} (Mesa, 2010). En el 2010, este valor se redujo un 46% hasta 3.2 t ha^{-1} . Este descenso, en gran parte, se explica por la PC. Según la hipótesis abiótica, todos los factores predisponentes de la PC estuvieron presentes en las plantaciones al sur del Magdalena Medio de Colombia en el 2008. Las manifestaciones inicialmente fueron en los sitios más susceptibles durante el segundo semestre de ese año. El pico de PC observado en la plantación Monterrey durante el período de La Niña, coincidió con los 7 meses de rápido crecimiento en condiciones de

transpiración reducida, lo que originó en las ~22 500 palmas sufrieran una deficiencia transitoria de Ca. En la opinión del autor, esto ocasionó un daño en las paredes celulares de las flechas inmaduras, creando condiciones apropiadas para que organismos saprófitos –comunes en el trópico húmedo– invadan los tejidos en el medio ambiente con humedad elevada. En este escenario, los diferentes microorganismos que han sido aislados en los estudios históricos sobre la PC desde los tejidos foliares, son síntomas de una condición fisiológica y no el origen de la PC.

Rol del calcio: evidencias genéticas

En los registros más recientes de los censos en plantaciones de Colombia y Ecuador (en base a los limitados datos accesibles), se observa incidencia de PC en todos los materiales comerciales de *Elaeis guineensis* (teneras y duras). Además, los híbridos interespecíficos (*E. guineensis* x *E. oleifera*), originalmente clasificados como resistentes a PC y luego como tolerantes, también han mostrado susceptibilidad, pero en menor grado que los materiales de *E. guineensis* bajo las mismas condiciones ambientales.

Existe una variación en el grado de susceptibilidad entre los materiales tenera comerciales cuyo origen es aparentemente genético, pero las evaluaciones no son consistentes a través de diferentes sitios de evaluación (ver los trabajos en Costa Rica de Sterling y Alvarado, 1996). En Costa Rica, Chinchilla (2008) observó, después de algunos años más de experiencias en ASD, que los materiales tenera derivados de los cruces entre *Deli dura* y *Avros* son relativamente más susceptibles a las diferentes sintomatologías de la PC en ese país. La variación en los rankings de susceptibilidad en algunos casos podría deberse a que ciertos materiales fueron sembrados en áreas de las plantaciones donde el suelo era más propicio para la PC.

Este último efecto tiene el potencial de distorsionar la clasificación de materiales desde diferentes fuentes en cuanto a la susceptibilidad a PC. Sin embargo, datos comparativos de diversas plantaciones en Colombia sugieren que el material tenera con madre y padre seleccionado por altos rendimientos de racimos por hectárea, y por otras características importantes en las progenies de la Estación Experimental DAMI en Nueva Bretaña (Papua NG), han mostrado consistentemente alta susceptibilidad a PC. Los materiales Papúa Flores y Papúa ASD estar entre los más susceptibles a la PC en Colombia, es decir con una

incidencia más rápida y/o un mayor nivel de incidencia final. La información en la **Tabla 3** es un ejemplo de los datos de los censos disponibles.

El autor tuvo acceso a los datos del censo mensual de otras grandes plantaciones en la zona oriental de Colombia, incluyendo Palmas de Casanare (**Figura 6**), sugieren que los materiales seleccionados en DAMI-Papúa desde las poblaciones de *Deli dura* x *Avros* están entre los más susceptibles a la PC con tasas de incidencias mensuales altas y/o en los niveles finales de las incidencias acumuladas.

En Malasia, Cristancho et al. (2010b) han estudiado en un invernadero los efectos sobre el crecimiento y la nutrición de diferentes concentraciones de Al soluble con plantas jóvenes en un cultivo hidropónico (pH 4.4) en 4 progenies (*Angola dura* x *Angola dura*, *Nigeria dura* x *Nigeria dura*, *Deli dura* x *Avros pisifera* y *Deli dura* x *Dumpy Avros pisifera*). El material más susceptible a la toxicidad de Al en términos fisiológicos y nutricionales durante los 8 meses de la prueba fue *Deli dura* x *Avros pisifera*. Estos resultados sustentan esta hipótesis, específicamente en relación con la alta susceptibilidad de este material a la PC en Colombia y Costa Rica. Uno de los más drásticos y rápidos efectos sobre la fisiología de las plantas superiores susceptibles es el efecto de altas concentraciones de Al soluble en el medio radical sobre la interferencia en la absorción de Ca (McLaughlin y Wimmer, 1999).

Implicaciones de la deficiencia de magnesio en Nueva Bretaña (PNG)

La deficiencia crónica de Mg en los suelos de la isla de Nueva Bretaña fue estudiada en DAMI en primera instancia en los años sesenta por la empresa Harrison y Crossfield (entonces dueños de las operaciones). Los

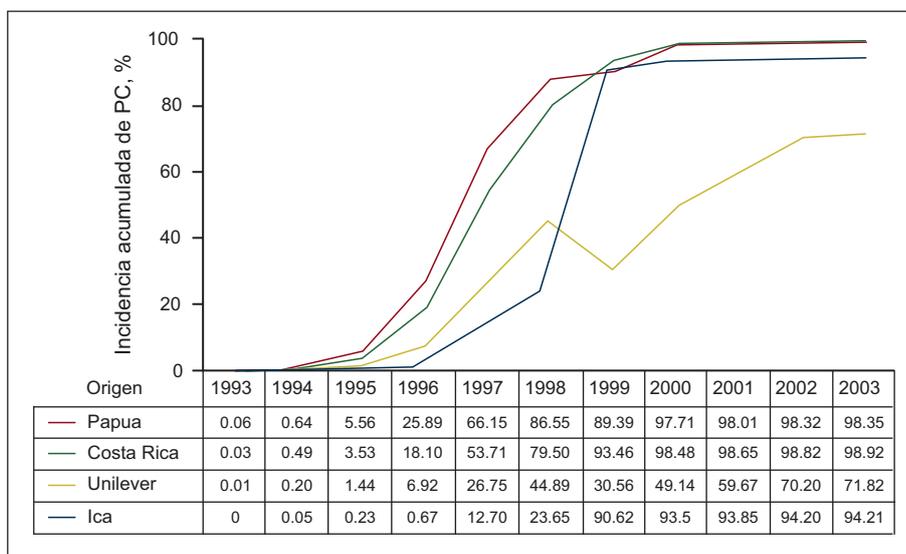


Figura 6. Incidencia anual acumulada de PC en cuatro materiales sembrados en Palmas del Casanare (Municipio de Villanueva, Casanare, Colombia) entre 1993 y 2003. Fuente: Datos de la plantación reportado por la Ing. Marta Lya Hernández en Las Brisas en 2009.

Tabla 3. Censo de materiales de la plantación Oleaginosas Las Brisas (Puerto Wilches, Colombia): áreas sembradas e incidencia acumulada en porcentaje de PC a julio del 2009.

Material/Padres	Fuente de materiales de siembra	Área sembrada ha	PC acumulada %
Papua Flores (<i>Deli dura x Avros</i>)	DAMI-PNG via Las Flores	43	14.6
IRHO (<i>Deli dura x La Mei</i>)	La Mei, Costa de Marfil, CIRAD	90	11.5
<i>Deli dura x Nigeria</i>	ASD (Costa Rica)	35	11.3
Papua ASD (<i>Deli dura x Avros</i>)	Dami-PNG via ASD, Costa Rica	1138	10.6
<i>Compacta x Nigeria</i>	ASD (Costa Rica)	17	6.6
<i>Deli dura x Ghana</i>	ASD (Costa Rica)	91	6.3
PAMOL	PAMOL	23	5.5
IRHO 2501	IRHO/CIRAD	369	4.7
Unilever	Unilever	18	4.6
IRHO 2550	IRHO/CIRAD	83	4.5
<i>Tanzania x Ekona</i>	ASD, Costa Rica	58	4.4
IRHO 1001	IRHO/CIRAD	224	4.4
Tenera ICA (<i>Deli dura y Yangami</i>)	Corpoica, Tumaco, Colombia	137	3.7
<i>Deli dura x La Mei</i>	ASD (Costa Rica)	24	3.7
Pamol-Camerun	Pamol	18	3.6
Pamol-Unilever	Pamol	8	3.2
Pamol-Zaire-Unilever	Pamol	92	3.0
Camerun	Pamol	8	2.5
Mezcla	Local	21	2.0
Pamol-Camerun-Unilever	Pamol	39	1.9
IRHO 2551	IRHO/CIRAD	31	1.7
Costa Rica	ASD, Costa Rica	62	1.7
Hibrido (OxG) Unipalma	Unipalma, Colombia	12	1.1
Total afectado y el % de PC ponderado		2641	7.4

Fuente: Datos del censo de la plantación.

suelos de la zona norte-oeste de la isla están formados sobre cenizas volcánicas recientes (Webb et al., 2009). Los minerales del suelo son dominados por el feldespato básico plagioclasa (con fórmula química $\text{NaAlSi}_3\text{O}_8$ - $\text{CaAl}_2\text{Si}_2\text{O}_8$). La primera identificación de la existencia de la deficiencia de Mg en palmas teneras en esta zona fue publicada por Mendham (1971). En estos años, Mendham era un agrónomo de la compañía supervisado por el autor en el programa de maestría de la Universidad de Sídney (Australia).

Posteriores estudios agronómicos y edáficos muy detallados en un proyecto colaborativo entre los investigadores de la compañía, los del sector oficial del país y los de Australia sobre el problema de deficiencia de Mg fueron conducidos bajo los auspicios de ACIAR (Webb et al., 2009).

Los estudios sobre la deficiencia de Mg, a pesar de lo completo de los mismos, no fueron exitosos en encontrar una solución agronómica a este problema. En apariencia, por los muy elevados niveles de Ca y el bajo contenido de Mg en estos suelos, la competencia natural que existe entre Ca y Mg, y la interacción negativa sobre los dos de las altas aplicaciones de K, favorecen el apareamiento de las deficiencias de Mg (ver la Sección sobre los estudios de Romero, 2009).

El mejoramiento genético terminó siendo la estrategia –consciente o inconsciente– para solucionar el problema por parte de los investigadores relacionados con DAMI durante todos los años desde ~1965 hasta la fecha. Las más importantes poblaciones generadas fueron las teneras (F1) comerciales obtenidas del cruce *Deli dura* (madres) con el *pisífera Avros*³.

³ Información en el sitio web de la compañía indicó que estos materiales genéticos fueron los más utilizados en el pasado: <http://www.nbpol.com.pg/research/index.html>

Los padres fueron seleccionados por el alto rendimiento de las progenies bajo condiciones de deficiencia crónica de Mg en un ambiente de campo casi óptimo para la palma en todos los otros parámetros como climáticos, edáficos y fitosanitarios. Las selecciones fueron muy exitosas entre poblaciones para identificar líneas élites de estos progenitores para una mejor capacidad de recombinación de las características deseadas durante más de 40 años. Los materiales tenera de DAMI, con altos niveles de productividad de racimos, la precocidad para rendir, porcentaje de recuperación de aceite en el procesamiento y la calidad de aceite, están entre los más exitosos en el mundo disponibles para la industria palmera. Los materiales con ambos padres seleccionados en DAMI están ampliamente sembrados en muchos países en las Américas, y son importantes en las cuatro regiones de producción de Colombia.

Los trabajos de mejoramiento genético conducidos por DAMI (Breure y Bos, 1992) fueron diseñados para demostrar la factibilidad de seleccionar progenitores en base a varios criterios fisiológicos, incluyendo el contenido de Mg en la hoja No. 17 en las progenies. Dado que Mg fue ampliamente probado como el principal factor limitante del rendimiento en la zona, la selección con altos niveles de Mg foliar fue el más exitoso de los diferentes índices utilizados. Por tanto, el porcentaje de Mg en hoja No. 17 era utilizado como garantía de altos rendimientos en las progenies teneras para este agro-ecosistema.

Otros estudios genéticos recientes en Papúa New Guinea (Webb et al., 2009; Nelson Com. Pers.) entre las progenies de cruces *Deli dura x Deli dura* y *Deli dura x Avros* han demostrado que la selección para alto Mg foliar en los padres, al mismo tiempo era muy efectivo en incrementar paralelamente el contenido de Ca en las progenies desde la hoja No. 1 hasta la hoja No. 25, a pesar que este último resultado no estuvo entre los objetivos originales de la selección. La selección en condiciones edáficas de bajo Mg ha producido progenies proporcionalmente con mayores niveles de Ca foliar.

La genética y la PC

El autor sugiere que los materiales de DAMI derivados de cruces donde ambos padres (generalmente líneas de *Deli dura* y *Avros*) fueron seleccionados desde poblaciones mantenidas a través >40 años de selección intensiva en los suelos volcánicos con una deficiencia crónica de Mg (sin soluciones agronómicas) han producido progenies teneras con un requerimiento de Ca artificialmente alto. Esta condición supuestamente está dando las características de “consumo lujoso” de Ca para asegurar el crecimiento eficiente cuando Mg es

deficiente en el suelo. En otras palabras, los canales fisiológicos de absorción nutricional han asegurado que con la más alta absorción de Ca también se garantiza una más alta absorción de Mg. El incremento en Mg por medio de la selección intensiva ha producido genotipos con alta demanda de Ca, y estos materiales fueron muy exitosos en suelos con niveles de Ca razonable pero no en suelos con deficiencia crónica de este nutriente, como nuestras tierras muy meteorizadas en los trópicos de las Américas.

El Ing. Edgar Ignacio Barrera (2009) de Bucarelia (Com. Pers., 2010) ha observado que estos materiales de Papúa tienen una apariencia más suculenta en los tejidos foliares (más blandas y suaves) que los demás materiales sembrados en la plantación. La falta de Ca para reforzar las paredes de las células foliares puede ser una de las posibles causas de este fenómeno. Durante la visita a Bucarelia en Agosto del 2009, el autor recibió observaciones por parte de los agrónomos de varias plantaciones sobre la aparente susceptibilidad a PC de los materiales teneras con ambos padres seleccionados en DAMI, Papúa New Guinea.

Es muy probable que esta característica genética relacionada con el Ca no sea compatible con los suelos palmeros ácidos de las Américas, especialmente donde el nivel de este nutriente es muy limitado y el Al es muy alto. La susceptibilidad diferencial y exagerada de estos últimos materiales por la deficiencia de Ca es probablemente uno de los resultados de estas tendencias dinámicas poblacionales a largo plazo en DAMI.

La tenera “IRHO” (supuestamente con padres *Deli dura x La Mè*), ampliamente sembrada en Colombia y derivada por medio de la selección de los padres en la estación La Mei de IRHO/CIRAD en Costa Marfil, también ha demostrado niveles de susceptibilidad en datos de varias plantaciones en Colombia, incluyendo Las Brisas y Monterrey⁴.

El estudio nutricional de Cristancho et al. (2011) conducido en la plantación Guaicaramo (Llanos Orientales de Colombia) entre híbridos teneras (DxP) e interespecíficos (OxG) ha demostrado que los niveles de Ca y B foliar en la hoja No. 9 y luego hasta la No. 17 eran consistentemente más altos en el híbrido OxG que en los DxP (todo en palmas inmaduras) durante los 6 años de crecimiento en el campo bajo condiciones comerciales corrientes cuando todos los otros nutrientes foliares eran más bajos en el híbrido OxG. Estas indicaciones, con confirmación en otros ambientes, son evidencias de que la genética del progenitor macho (*Elaeis oleifera*) es el producto de la evolución de esta especie Americana en los suelos muy ácidos e infértiles en la cuenca amazónica dando una adaptación a estas condiciones por medio de

⁴ Información reportada por los agrónomos de varias plantaciones colombianas en un seminario participativo con contribuciones del autor en Las Brisas en Agosto de 2009.

una alta eficiencia en la absorción de Ca y B desde estos oxisoles y ultisoles meteorizados. Estos últimos resultados son perfectamente compatibles con la presente hipótesis abiótica cuando la demostrada susceptibilidad reducida de los híbridos OxG a la PC se tiene en cuenta. Es muy probable que la mayor tolerancia a la PC de los materiales OxG esté relacionada con una mayor eficiencia en la absorción de Ca en suelos muy pobres en este nutriente.

Futuras investigaciones fisiológicas entre fuentes de germoplasma contrastante serán muy importantes para definir y confirmar estas tendencias genéticas en el tenor de Ca foliar, y las implicaciones nutricionales en suelos muy ácidos. La confirmación de este factor genético en la susceptibilidad diferencial a la deficiencia de Ca en las incidencias de la PC puede ser una de las pruebas más contundentes sobre el rol central de Ca como la causa fundamental de la PC.

Rol del calcio: evidencias agronómicas

En esta sección se analiza la historia de un lote en la plantación Oleaginosas las Brisas en el Municipio de Puerto Wilches en el Departamento de Santander (Colombia) para demostrar la influencia de factores agronómicos sobre la PC, en el contexto de las condiciones edáficas, climáticas y la genética del material sembrado. La plantación completa hasta Julio del 2009 tuvo una leve incidencia de PC, solamente 6.4% de casos acumulados en comparación con los dos vecinos Monterrey y Oleaginosas Bucarelia donde las incidencias fueron cerca al 50% en ambos casos. En septiembre del 2010, Oleaginosas Las Brisas registró 30% de incidencia acumulada de PC, Bucarelia 60% y Monterrey 80%. La incidencia de PC se ha incrementado durante el primer semestre del 2011 hasta niveles catastróficos de más del 80% acumulado en muchas más plantaciones en esta zona del Magdalena Medio de Colombia. Los impactos económicos y sociales de la PC en esta región son realmente dantescos.

Características edáficas del lote L5 en Las Brisas

La incidencia de la PC fue estudiada por el autor en colaboración con los agrónomos en el lote (L5) con un total de 1950 palmas en ~20 ha sembradas en 1997 con la tenera 'Papua Flores' a la densidad normal de 143 palmas ha⁻¹, en un suelo clasificado Inceptisol caolínico, franco, muy ácido, bien drenado y típico de los suelos viejos meteorizados del origen Terciario del valle del río Magdalena.

El lote L5 está ubicado a una distancia de ~12 km del río Magdalena y ~1.8 km del río Sogamoso –en los puntos más cercanos– y con altitud de ~90 m cuando las riberas del río principal son de ~68 msnm. El lote está ubicado en suelos típicos de la formación geomorfológica de terraza media del Magdalena Medio con leve pendiente. El sistema integral de drenes de la plantación fue

instalado en la zona del lote para asegurar que las épocas de saturación de la superficie sean reducidas al mínimo posible, a pesar de las altas lluvias recibidas entre 2008 y 2011. Las palmas en este lote eran muy uniformes, y tuvieron una productividad muy aceptable de >25 t ha⁻¹ de racimos de fruta fresca en los tres últimos años (2007-2009). El lote tuvo 5% de casos acumulados de PC en el censo de Julio del 2009. Los resultados promedio y el rango de valores de los análisis del suelo de 4 muestras (0-20 cm de profundidad) tomados desde los platos en Septiembre del 2009 se presentan en la **Tabla 4**. Las características del suelo son típicas de un Inceptisol con alto contenido de arena y limo y solamente con 9-12% arcilla. Sorpresivamente el suelo tiene un alto contenido de materia orgánica (5.7% hasta 7.2%) probablemente derivado de un periodo con cubierta de kudzu entre 1997 hasta cerca del 2004.

El pH era muy bajo con un valor mínimo de 3.88 y un máximo de 4.5 y una saturación de Al muy alta como un reflejo directo de la acidez. La CICE era muy baja (3.6 hasta 5.7 cmol_c kg⁻¹) con una gran diferencia entre la CIC y CICE. Los suelos caolínicos frágiles con estas características presentan carga variable, lo que implica que con la acidificación la CIC se reduce y se tiene menos capacidad para la retención de las bases críticas (K, Ca y Mg) y se intensifica la competencia en la disponibilidad de estos nutrientes. El alto contenido de carbón orgánico posiblemente indica que los sitios negativos de carga disponible en la CIC estaban ocupados con H⁺ de los ácidos orgánicos derivados de la descomposición de material orgánico muy lábil del kudzu y/o posiblemente por la secreción –desde las raíces más activas hasta la rizosfera– de ácidos orgánicos (Delvaux y Rufuikiri, 2003). El suelo era relativamente bajo en Mn, Fe y B pero las palmas no han demostrado ningún síntoma de deficiencia de estos u otros nutrientes menores.

El suelo, con bajo contenido de arcilla y alto en arena, probablemente tiene una baja capacidad de amortiguación frente a los cambios de pH producto de las prácticas acidificadoras de fertilización con sulfato de amonio y otros amoniacales, en el manejo del plato en general y posiblemente desde los efectos directos y/o residuales del kudzu, especialmente en la aceleración de la lixiviación de Ca²⁺ en par con NO₃²⁻ (último derivado de la descomposición de material orgánico durante los ~4 años después de la dominación casi total del kudzu –que es muy común en esta zona–.

Las dinámicas nutricionales del lote L5 (2000-2009)

Los datos derivados del monitoreo rutinario de los niveles foliares (hoja No. 17) de nutrientes (2000-2009), las aplicaciones de fertilizantes al plato (2004-2009) y los rendimientos anuales (2000-2009) se presentan en la **Figura 7**. La dinámica temporal de los niveles foliares

Tabla 4. Análisis de los suelos en el plato del Lote L5 en Oleaginosas Las Brisas (Puerto Wilches, Colombia): Septiembre del 2009.

Variable	Unidades	Promedio	Interpretación	Rango de Valores
Arena	%	45	-	40-50
Arcilla	%	10	-	9-12
Limo	%	45	-	39-50
pH (Agua)	Unidades	4.30	Bajo	3.88-4.50
Materia orgánica	%	6.6	Alto	5.7-7.2
Potasio	cmol _c kg ⁻¹	0.67	Alto	0.32-1.14
Calcio	cmol _c kg ⁻¹	0.58	Bajo	0.34-0.73
Magnesio	cmol _c kg ⁻¹	0.46	Bajo	0.29-0.66
Aluminio	cmol _c kg ⁻¹	2.88	Alto	2.47-3.32
Fósforo	mg kg ⁻¹ P	116	Alto	38-237
CIC	cmol _c kg ⁻¹	13.1	Mediano	11.7-14.6
CICE	cmol _c kg ⁻¹	4.7	Muy bajo	3.6-5.7
Saturación bases	%	37	Bajo	24-49
Saturación K	%	13.4	Alto	5-23
Saturación Ca	%	12.4	Muy bajo	9-16
Saturación Mg	%	9.5	Bajo	8-11
Saturación Al	%	63	Alto	51-76
Ca:Mg	Relación	1.34	Bajo	0.8-1.92
Ca:K	Relación	0.86	Muy bajo	-

Fuente: Análisis realizado por Cenipalma con 4 muestras tomadas a 1 y 2 m del estípite y entre 0 a 20 cm de profundidad.

indican, como es de esperar, una fuerte interacción entre Ca y K relacionada con la competencia entre estos nutrientes. Los pocos cambios en P y Mg indican por otra parte, que las influencias más importantes sobre la PC probablemente residen en las relaciones entre K y Ca. El rendimiento comparativamente bajo en 2006 de 23 t ha⁻¹, probablemente está relacionado con el reducido contenido de K foliar en enero 2006 combinado con un evento moderado de La Niña que ocurrió en este mismo año con varios meses de baja insolación. Entre 2007-2009 las altas fertilizaciones (sin enmiendas de Ca oportuno) para compensar por este año de bajo rendimiento fueron responsables de una reducción en el nivel de Ca en enero del 2009 hasta 0.40% en la hoja No. 17. Este último valor de Ca está muy por debajo del nivel crítico (0.65% Ca) definido por los estándares internacionales (Fairhurst y Härdter, 2003 y Fairhurst et al., 2005). Estos datos rutinarios del Lote L5 tomados en enero-febrero sobre N, P, K, Ca y Mg fueron confirmados en septiembre del 2009, especialmente por el muy bajo Ca de 0.45% en la misma hoja No. 17 (Tabla 5).

Los resultados de Ca, K, y Mg del lote L5 con síntomas de PC están incluidos en la **Tabla 5** para la hoja No. 1 y la hoja No. 17 en comparación con los datos de otros agro-ecosistemas, dos en suelos contrastantes en Colombia (sin PC) uno en Papúa NG (sin PC) y cuatro plantaciones en Colombia donde los valores para los tres nutrientes fueron determinados en dos edades de hoja y para dos estados de desarrollo de la PC. Los datos de Romero (2009) incluidos en la **Tabla 5** son analizados con mayor detalle en la siguiente sección y representan un paso muy importante en la resolución de esta aparente paradoja.

Rol del calcio: evidencias nutricionales

Un detallado estudio reciente sobre la posible asociación de la nutrición de la palma con la incidencia de la PC, especialmente sobre el rol de silicio (Si), fue reportado por Munévar y Romero (2009) con detalles reanalizados por el autor desde la Tesis de Maestría de Alicia Romero (2009). El estudio, realizado sobre palmas sanas (sin síntomas de la PC) y palmas con los primeros síntomas iniciales de la PC en las flechas, fue conducido en cuatro plantaciones (Bucarelia y

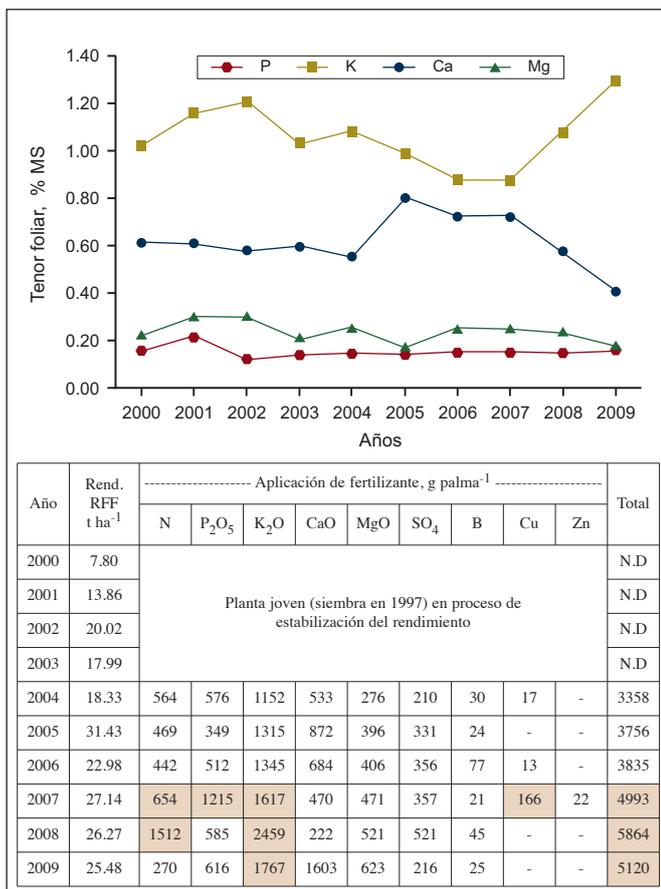


Figura 7. Cambios en el contenido foliar de nutrientes en los análisis rutinarios de la plantación entre 2000 y 2009, y rendimientos anuales de racimos de fruta fresca (RFF) (2000–2008) y aplicaciones de fertilizantes en el lote L5 de Las Brisas (2004–2009). Los valores resaltados en la tabla corresponden a valores excesivos de aplicación de fertilizante.

Interpretación: Los cambios en tenor foliar son mas exagerados en K y Ca foliar en respuesta a las altas aplicaciones de fertilizante de K (2007-2009) y los efectos de la alta aplicación de fertilizante amoniacal en 2008. El valor muy bajo de Ca en la hoja No. 17 que se anticipa para el inicio del 2009 fue confirmado por los análisis foliares en septiembre del 2009 con un valor de Ca = 0.45% y K = 1.3% (muy alto), todo analizado en hoja No. 17. El lote demostró pocos cambios en Mg y P foliar a través de los 10 años. El bajo rendimiento en 2006 de 23 t ha⁻¹ fue el estímulo aparente para incrementar las altas aplicaciones de NPK en 2007-2009, esta aplicación coincide con La Niña de 2008-2009 con efectos negativos sobre la absorción de Ca principalmente por la competencia con K en un suelo con baja CICE y muy ácido (pH entre 3.88 y 4.50), la baja radiación solar en este periodo también favorece la deficiencia de Ca. La aplicación de cal agrícola en el 2009 (1603 g CaO palma⁻¹) fue diseñada para corregir los desbalances, pero representa solamente ~415 kg de cal agrícola por hectárea, lo que es insignificante en relación con el muy bajo pH del lote. La lentitud de la reacción química con CaCO₃ es un otro factor para tener en cuenta. Según nuestra hipótesis, todas las condiciones para una incidencia acelerada de la PC estaban presentes en este lote en 2009.

Fuente: Datos de plantación Las Brisas 2000-2009.

Monterrey en Puerto Wilches –Magdalena Medio– en lotes sembrados con la tenera ‘IRHO’ y en los Llanos Orientales de Colombia en La Cabaña (también sembrada con IRHO) y Unipalma –lote sembrado con el tenera ‘Unilever’. Las investigaciones fueron conducidas bajo los auspicios de Cenipalma.

Para cada condición de PC (presencia o ausencia de síntomas) y en cada plantación, se tomaron muestras para análisis foliares completos (Laboratorio de Cenipalma) de los tejidos de los cogollos, las flechas, las hojas No. 1, 3 y 17. Además se tomó suelo para cada condición de PC tanto en las calles de residuos (palera), en los platos y en las calles de cosecha a dos profundidades (0-20 y 20-40 cm). La incidencia acumulada de PC en cada zona experimental en el momento de tomar las muestras en el primer semestre del 2008 fue la siguiente: Unipalma 15%, La Cabaña 65%, Monterrey 4% y Bucarelia 19%.

Los 5 tejidos en 15 palmas en ambos estados de la PC fueron cuantificados por el contenido de peso seco de N, P, K, Ca, Mg, Cl, B, S, Fe, Cu, Mn, Zn además de Si. Los suelos de las zonas sin y con PC fueron cuantificados para pH, Al intercambiable, carbono orgánico, capacidad de intercambio catiónico (CIC), las bases intercambiables (Na, K, Ca, Mg y Al), más los valores de P y Si extraíbles. Los análisis de los suelos (determinado en 12 muestras compuestas por cada plantación, de 3 localidades, 2 estados de PC y 2 estratos del perfil) demostraron que las condiciones edáficas eran típicas de muchas otras tierras palmeras en Colombia con suelos meteorizados y ácidos, altos en Al y muy bajos en bases y de pH superficial entre 4.5 y 3.9. Los niveles de K intercambiable a nivel superficial (0-15 cm) era muy alto en la zona del plato con valores encima de 0.80 cmol_c kg⁻¹ como promedio de las cuatro plantaciones. Estos datos están muy por encima del nivel crítico de entre 0.20 y 0.30 cmol_c kg⁻¹ internacionalmente establecido (Fairhurst y Härdter, 2003), lo que indica que niveles muy altos de K fueron aplicados anteriormente y especialmente en la zona del plato. En relación con las áreas en cada lote con PC y sin PC los datos edáficos no demostraron diferencias muy contundentes y consistentes. El uso de muestras edáficas para análisis que consisten en mezclas de sub-muestras probablemente no permitieron la evaluación de la micro-variabilidad espacial existente, especialmente en los parámetros muy inter-dinámicos como el pH y los niveles de Al³⁺ intercambiable en suelos tan ácidos (pH <4.4) y químicamente muy frágiles (con muy bajo CICE de <6-7 cmol_c kg⁻¹).

En los datos analizados para los cinco tejidos, los valores de N, P, K, Mg, Cl, B, S, Fe, Cu, Mn, Zn y Si no mostraron diferencias consistentes entre las muestras tomadas de palmas con y sin PC en cada plantación. Sin embargo, los datos de Ca y Mg para los tejidos en las tres de las cuatro plantaciones (La Cabaña, Bucarelia y

Tabla 5. Análisis foliar de la hoja No. 1 y 17 en agro-ecosistemas con palmas en lotes sin síntomas de PC y palmas con los primeros síntomas de PC en materiales tenera.

Nutrientes	----- K -----			----- Ca -----			----- Mg -----		
	----- % -----								
Edad de las hojas	H1	H17	H17/H1	H1	H17	H17/H1	H1	H17	H17/H1
Palmas sin síntomas de PC									
Sur de Cesar, Col. ¹	1.38	0.80	0.58	0.40	0.65	1.32	0.27	0.21	0.78
Casanare, Col. ¹	2.15	0.97	0.45	0.40	0.74	1.68	0.27	0.21	0.78
DAMI, NBPO Ltda, PNG ²	1.18	0.94	0.80	0.60	0.91	1.38	0.25	0.20	0.80
Bucarelia, P. Wilches, Col. ³	1.98	1.10	0.55	0.43	0.54	0.94	0.25	0.21	0.84
Monterrey, P. Wilches, Col. ³	2.32	1.02	0.44	0.42	0.53	1.26	0.27	0.17	0.62
La Cabaña, Meta, Col. ³	1.56	0.92	0.58	0.57	0.76	1.33	0.30	0.25	0.83
Unipalma, Meta, Col. ³	1.91	1.04	0.54	0.28	0.63	2.25	0.21	0.20	0.95
Promedio sin PC	1.78	0.97	0.56	0.44	0.68	1.45	0.26	0.21	0.80
Palmas con los primeros síntomas de PC									
Las Brisas, P. Wilches, Col. ⁴	2.07	1.30	0.65	0.22	0.45	2.05	0.20	0.20	1.00
Bucarelia, P. Wilches, Col. ³	2.01	1.03	0.44	0.30	0.69	2.30	0.17	0.23	1.35
Monterrey, P. Wilches, Col. ³	2.32	1.03	0.44	0.26	0.53	2.03	0.17	0.17	1.00
La Cabaña, Meta, Col. ³	1.66	0.97	0.58	0.41	0.74	1.80	0.23	0.27	1.17
Unipalma, Meta, Col. ³	1.90	0.98	0.51	0.28	0.63	2.25	0.21	0.23	1.09
Promedio con PC	1.99	1.06	0.52	0.29	0.61	2.09	0.20	0.22	1.12

Fuente: ¹Munévar et al. (2005); ²Webb et al. (2009); ³Romero (2009) y ⁴Datos de Las Brisas (2009).

Monterrey, todas sembradas con la tenera IRHO; los datos de Unipalma fueron excluidos en este último análisis por razón de las grandes diferencias genéticas entre materiales en cuanto a la susceptibilidad a PC (demostrada anteriormente) en la **Figura 8** (recuadros a, b y c) se manifiestan diferencias muy consistentes tanto en flechas como hojas No. 1, con niveles más altos de Ca y Mg en las palmas sin PC. La competencia entre K y Ca es muy clara en la **Figura 8** (recuadro d). Los datos de la hoja No. 1 demostraron que el valor de Ca% <~0.40% MS estaba asociado a la presencia de la PC y los valores >~0.40% con tendencia a palmas sanas. En particular las dos plantaciones de Puerto Wilches tuvieron valores de Ca en la hoja No. 1 de <0.30% con PC en 2008 y estos datos coinciden con los reportados en **Tabla 5** en 2009 en el vecino Las Brisas de 0.22% en una palma del Lote L5 con los primeros síntomas de la PC en 2009.

El punto de dato que representa un estímulo para investigar más a fondo es el de Unipalma en las 15 palmas sin la PC en la tenera “Unilever” en la **Tabla 5** con Ca% de 0.28 en la hoja No. 1. Posiblemente este lote –lote 20B con 15% de PC en el primer semestre de 2008– empezaba apenas a mostrar síntomas de PC en

más palmas después del día de las muestras en el trabajo de Romero (2009) en el primer semestre del 2008. De todas maneras, más monitoreos –según el modelo surgido en las recomendaciones al final de este artículo– son esenciales para hacer más pruebas sobre la importancia de Ca% en los tejidos jóvenes. Obviamente, es demasiado temprano para tratar de establecer un nivel crítico de Ca% foliar en la hoja No. 1 para detectar la susceptibilidad a la PC. Es posible, como en el caso del tomate con Pudrición de la Fruta (Blossom End Rot, ver Taylor y Locascio, 2004), que un nivel crítico y constante de Ca per se no es un objetivo muy práctico, porque no es posible considerar Ca en aislamiento de los demás nutrientes, el clima y la genética de los materiales sembrados. Las interacciones entre nutrientes son determinantes en los múltiples desordenes fisiológicos relacionados con Ca en una larga lista de especies (Bangreth, 1979).

Rol del calcio: evidencia edafo-espacial

Cristancho et al. (2007) y Rojas (2005) han reportado un estudio sobre un monitoreo realizado durante cinco años (1999-2004), relacionando las características químicas y físicas de cinco subórdenes de inceptisoles –representando la variación edáfica a través de una

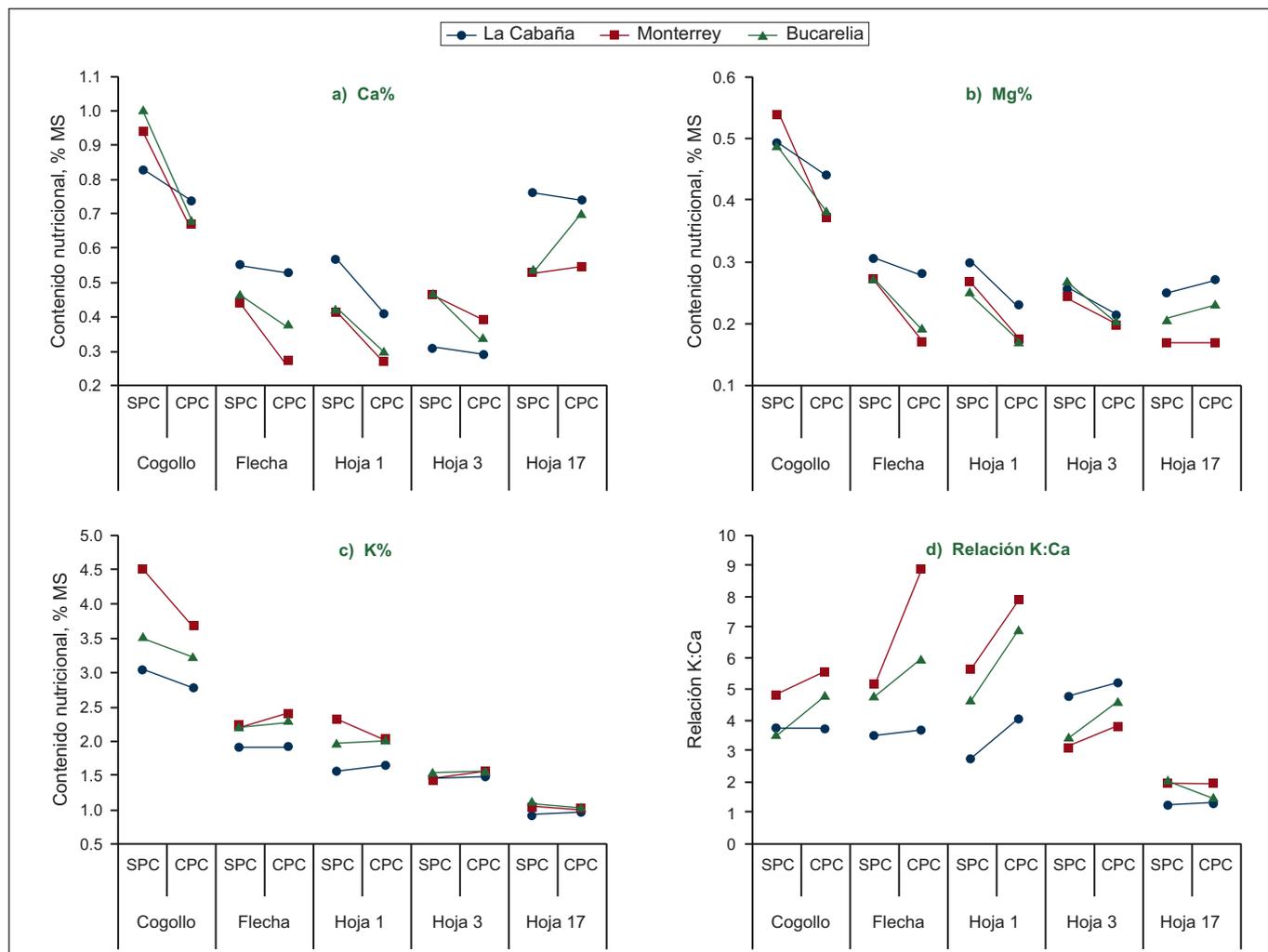


Figura 8. Contenido nutricional de Ca (a), Mg (b), K(c) y relación K:Ca (d), determinado en muestras de cinco tejidos en quince palmas sin síntomas de PC (SPC) y quince palmas con los primeros síntomas de PC (CPC) identificadas en lotes específicos en tres plantaciones de Colombia.

Interpretación: En las tres plantaciones el contenido de Ca y Mg fue consistentemente más alto en los tejidos más jóvenes (especialmente cogollo, flecha y hoja No.1 y 3) de palmas sin PC que en los tejidos jóvenes de palmas con PC. El Ca es afectado por la elevada niveles de K, lo que se manifiesta en la muy alta relación K:Ca (d) observada en palmas con PC, la relación K:Mg (datos no mostrados) tuvo respuesta similar. El K, que es sumamente móvil en el floema y que fue suministrado generosamente (según los análisis de los suelos superficiales de los platos), no mostró las mismas tendencias del Ca y Mg entre plantas sin PC y con PC a excepción del cogollo (c). Dado el rol estructural del Ca, su conocido rol en la susceptibilidad a la invasión de patógenos, y la incapacidad de removilizar Ca desde otros tejidos, la deficiencia de este elemento es en nuestra opinión, es la principal causa que da origen a la PC. Estas tendencias son muy evidentes en los tejidos más jóvenes, pero no son detectables en la hoja No. 17. Parece muy claro que el dato obtenido en la hoja No. 17 no tiene valor para el monitoreo de estas interacciones nutricionales en relación con la incidencia de la PC.

Fuente: Datos re-elaborados por el autor de la tesis de Alicia Romero (2009).

toposecuencia típica de los Llanos Orientales de Colombia– y la incidencia espacial y temporal de los síntomas de la PC en palmas individuales –identificadas con GPS– durante y después el evento de La Niña de 1999-2002. Los estudios en la plantación Araguatos, San Carlos de Guaroa, Meta Colombia, fueron conducidos bajo el auspicio de Cenipalma. El autor de esta hipótesis ha reanalizado los datos para expresar la disponibilidad de los cationes (Ca, Mg, Al y K) en el CICE con base en los valores intercambiables ($\text{cmol}_c \text{ kg}^{-1}$). En estos suelos caolínticos meteorizados con extrema acidez con muy baja actividad iónica ($\text{CICE} < 4 \text{ cmol}_c \text{ kg}^{-1}$) los valores

actuales son más representativos que el % de saturación catiónico en la CICE (Fenton y Conyers, 2002).

Los resultados del re-análisis de los datos de Romero (2005) son presentados en la **Tabla 6** y se encuentran ampliados en la presentación disponible en el sitio web del autor. Las altas correlaciones entre Ca y Mg con la incidencia acumulada de PC en cada suelo son muy significativas y presentan una relación lineal (Prob. < 1%; con más del 95% de la variación en PC explicada por los promedios de cationes Ca y Mg en los cinco suelos). Ambos parámetros son muy precisos: (a) los valores acumulados y absolutos del censo individual de

Tabla 6. Correlaciones¹ entre la incidencia acumulada de PC con los promedios de parámetros edáficos en una toposecuencia de cinco subórdenes de Inceptisoles. Plantación Araguatos, Meta, Colombia: 1999–2004.

Identificación del suelo ²	2	1	3	5	4	R ²
Área de cada suelo, ha	11.5	42.8	21.5	11.6	24.0	-
Número de muestras	8	33	8	12	38	-
PC acumulado en Dic 2004, %	17.1	20.9	24.2	30.1	32.4	-
Ca, cmol _c kg ⁻¹	1.36	1.30	1.05	0.83	0.80	-0.96 **
Mg, cmol _c kg ⁻¹	0.65	0.61	0.54	0.40	0.28	-0.95 **
Relación Ca:K	2.15	2.17	1.91	1.59	1.21	-0.90 **
Relación Ca:Al	1.34	1.38	1.36	0.58	0.55	-0.81 *
Relación Mg:K	1.03	1.01	0.94	0.76	0.42	0.79 ns
Relación Mg:Al	0.64	0.65	0.70	0.28	0.19	0.77 ns
Al, cmol _c kg ⁻¹	1.01	0.94	0.77	1.42	1.45	0.57 ns
Relación Ca:Mg	2.09	2.13	1.94	2.07	2.85	0.36 ns
K, cmol _c kg ⁻¹	0.63	0.60	0.55	0.52	0.66	0.01 ns

¹ Correlación (R², ** p<0.01, * p<0.10, ns p>0.10) entre la PC% acumulada y cada uno de los parámetros edáficos indicados.
² Según la identificación de Rojas (2005).
Fuente: Datos de Rojas (2005) re-analizados por el autor.

las palmas para la PC y (b) los parámetros edáficos que consisten en promedios de entre 8 y 38 sitios analizados por cada suelo. Los resultados son contundentes y dan soporte a las conclusiones anteriormente mencionadas, es decir, que la causa de la PC es abiótica en origen con influencia de factores edáficos como la disponibilidad de Ca, la competencia entre Ca y K en suelos químicamente débiles, y los altos niveles de Al que deprime la absorción de Ca. Como fue el caso en el estudio de Romero (2009), los valores muy altos de K intercambiable promedio (>0.50 cmol_c kg⁻¹ para los 5 suelos) indican que los tres lotes investigados han recibido altas aplicaciones de fertilizantes de K al plato durante la historia agronómica de la plantación. La relación Ca:PC y Mg:PC están de acuerdo con las interpretaciones del re-análisis de los datos de Romero (2009) en **Figura 8**. Las conclusiones de Laranjiera et al. (1998) en Pará Brasil, previamente mencionadas, tienen un fuerte eco en los datos de Rojas en la **Tabla 6**.

Puntos finales

Los lineamientos fisiológicos y las evidencias presentadas en soporte de la hipótesis abiótica son un apoyo importante para poder llegar a un consenso más profundo y amplio entre los palmeros del mundo, en todos los niveles de la industria, sobre el rol fundamental de la deficiencia transitoria de Ca como la causa primordial de la PC.

El autor considera que las evidencias presentadas son contundentes, especialmente si se considera el espectro

completo de los factores condicionantes y el rol del Ca como el factor de integración de los efectos de estos y sus interacciones. El rol condicionante de los factores genéticos, climáticos, edáficos, nutricionales y agronómicos es demostrado con claridad, especialmente en el caso de la extrema incidencia de la PC en el Municipio de Puerto Wilches en Colombia en el periodo 2008-2011, durante los dos episodios de La Niña. Es importante notar en este último sentido que el Municipio de Tumaco en la región Pacífico sur de Colombia, con la radiación solar promedio más baja (IDEAM, 2005) entre todas las zonas de producción palmera en el país, ha sufrido las incidencias más serias de la PC, especialmente desde 2004⁵. Es importante enfatizar que las serias incidencias de la PC pueden ocurrir durante períodos cuando las condiciones climáticas típicas de La Niña no son prevalentes, pero las probabilidades son más altas durante las fases frías intensas de ENOS en el Océano Pacífico con radiación solar reducida.

El nivel muy bajo de Ca foliar en la hoja No. 1 en palmas con síntomas de PC en los limitados estudios disponibles (**Tabla 5**) es un indicio de que esta hoja joven es el mejor indicador del estatus limitante de Ca (y los inmóviles menores B, Fe, Mn y Si). El autor recomienda que la industria tome nota de estas observaciones e inicie un monitoreo de la hoja No. 1 en forma rutinaria por lo menos para Ca y también para las más importantes bases competidores (K y Mg) como indicadores tempranos de las futuras incidencias de la PC, especialmente durante los períodos extendidos de

⁵ Ver informe en: <http://www.corpoica.org.co/sitioweb/Archivos/Foros/Introduccion.pdf>

baja radiación solar y en suelos meteorizados y muy ácidos (típicamente estratos superficiales con CICE $<\sim 6$ $\text{cmol}_c \text{ kg}^{-1}$, pH $<\sim 4.6$ y Al $>\sim 2$ $\text{cmol}_c \text{ kg}^{-1}$).

Las razones principales para argumentar en favor de la hipótesis abiótica son las siguientes:

- El uso de la hoja No. 17 en el análisis foliar para Ca% es la más común de las razones que tiene el autor para argumentar en contra de los desacuerdos en relación con esta hipótesis. Las **Figuras 7 y 8** (basadas en los resultados de Romero, 2009) son contundentes.
- El uso del parámetro de saturación (%) de la CICE para bases competidoras (K, Ca y Mg) en suelos meteorizados con muy baja CICE ($<\sim 6$ $\text{cmol}_c \text{ kg}^{-1}$) es casi siempre la parte vertebral de los argumentos en contra de esta hipótesis. Los valores relativamente altos de % de saturación de Ca en suelos con muy poco Ca ($<1-2$ $\text{cmol}_c \text{ kg}^{-1}$) no pueden considerarse argumentos válidos en contra de la hipótesis del autor. Por ejemplo, Peña et al. (2009), en un estudio de la variabilidad espacial edáfica en una topo-secuencia de Inceptisoles en el piedemonte llanero colombiano, han demostrado la gran ventaja de parámetros directos (incluyendo los cationes intercambiables en $\text{cmol}_c \text{ kg}^{-1}$) en contraste con la muy baja precisión espacial de los parámetros calculados –como son el porcentaje de saturación de K, Ca, Mg y Al en la CICE–.
- La competencia nutricional de Mg contra Ca (como en el caso de la zona de Quepos en Costa Rica) no se ha tomado en cuenta suficientemente entre los argumentos encontrados contra esta hipótesis en agro-ecosistemas con suelos relativamente muy altos en Mg. Las investigaciones de Ramírez (2008) de ASD-Palmática de Costa Rica en los inceptisoles son muy útiles para enfatizar la importancia de las interacciones edáficas y fisiológicas entre Ca y Mg en la nutrición y productividad de la palma de aceite en esta zona, en suelos del litoral pacífico de origen marino. En este último análisis, los rendimientos de racimos ha^{-1} están directamente relacionados con las proporciones de Ca y Mg en la CICE, con altos porcentajes de Mg asociados con bajos rendimientos y viceversa en lotes donde Ca fue dominante. Es claro que la mayoría de incidencias de la PC ocurre en suelos altos en Al intercambiable, pero hay zonas donde la saturación de Al es relativamente bajo en sitios –típicamente en la zona de Quepos en Costa Rica y probablemente en Tumaco en Colombia– pero en estas condiciones la competencia entre los cationes, especialmente de K y Mg contra Ca, pueden causar deficiencias transitorias de Ca en las flechas inmaduras especialmente durante periodos continuos y fuertemente nublados.

- La demora en la aparición de los primeros síntomas en palmas con bajo Ca en las flechas y la hoja No. 1 (muy provisionalmente $<\sim 0.40\%$ en la hoja No. 1) es esperado en algunas situaciones donde la tasa de la incidencias/mes se presenta tan pronto comienza la fase exponencial. El monitoreo visual de las palmas por 5-6 meses después de la fecha de muestreo foliar es esencial (ver las siguientes recomendaciones).
- Como un complemento a las cuatro observaciones previas, el autor tiene reservas con las recomendaciones de Guest y Drenth (2010) sobre las palmas sobrevivientes que crecen saludablemente en la mitad de las zonas conocidas como “focos de infección” donde hubo serias incidencias de la PC, incluso después de más de 12 meses desde la incidencia inicial. Los dos patólogos australianos recomendaron que las palmas sobrevivientes fueran identificadas como palmas resistentes a la “enfermedad”, y propusieron que la conservación de este germoplasma sería un importante recurso para el futuro mejoramiento genético de la palma. La validez de estas recomendaciones son muy fáciles de probar utilizando marcadores moleculares modernos considerados muy eficientes para el uso en el género *Elaeis* (Billotte et al., 2006; Satisch y Mohankumar, 2007). Boari (2008) también mencionó el posible futuro potencial genético de las sobrevivientes, pero con énfasis en la aplicación de marcadores genéticos.

Según la información disponible, los resultados relacionados con el uso de marcadores en las palmas sobrevivientes, como posibles genotipos distintos de las demás en el mismo lote, no están publicados todavía por los investigadores pertinentes en América. La clarificación de la genética de las sobrevivientes es un paso muy importante en la solución de esta paradoja de la PC. La gran mayoría de la industria palmera a nivel mundial ha considerado la PC como una enfermedad clásica durante 83 años, y esta visión es aparentemente muy difícil de negar a pesar de las evidencias extensas y contundentes reportadas en este documento en apoyo de la hipótesis abiótica. La falta de progreso efectivo en el campo en el “control” de la PC, como consecuencia de las investigaciones bióticas dominantes desde 1928 es obvia, especialmente en Colombia y Ecuador durante los últimos tres años.

Recomendaciones

El autor propone las siguientes recomendaciones específicas para avanzar en el escenario de la PC, por lo menos en América:

- Desarrollar investigaciones para ampliar y reconfirmar las evidencias presentadas en este documento y de esta manera permitir avances en la búsqueda de soluciones abióticas y definitivas para la PC en el campo.

- Repetir el monitoreo reportado por Romero (2009) en palmas individuales con síntomas y sin síntomas, preferiblemente usando las hojas No. 1 y 17 solamente y con muestras de suelo superficial (0-25 cm) del plato, la calle de cosecha y la palera para la determinación de los parámetros edáficos críticos en cada sitio (al menos pH, CIC, MO, Ca, Mg, K, Na y Al y textura). Estudios de esta índole deben de tener un seguimiento y monitoreo de las palmas muestreadas –marcadas y ubicadas con GPS– por lo menos cada mes durante los 6 meses siguientes a las primeras muestras foliares. Esta precaución es necesaria para confirmar que estas palmas están libres de síntomas de la PC durante este periodo o apenas están mostrando síntomas. Es necesario el estricto control de la estandarización de los protocolos y de la calidad de los datos, no solamente para permitir más pruebas sobre la relación fisiológica entre Ca foliar y la PC, sino también para dar la posibilidad de establecer niveles críticos en diferentes grupos de materiales genéticos y en agro-ecosistemas contrastantes.
- El pH es uno de los parámetros más útiles, especialmente en suelos muy ácidos donde la curva de la concentración de Al^{3+} en la solución del suelo con relación al pH es exponencial en condiciones de $pH < 4.6$. Dada la importancia del nivel de acidez y Al en esta hipótesis, se considera necesario hacer un monitoreo espacial representativo y rutinario del pH – en los platos, la palera y la calle de la cosecha– a nivel de todas las parcelas de las plantaciones. La determinación del pH es muy sencilla y es muy fácil de realizar en las plantaciones (con el apoyo de GPS para la localización de los datos). Implícita en esta recomendación está la necesidad de un monitoreo de los procesos de acidificación edáfica en plena marcha en todos los agro-ecosistemas palmeros mundiales, especialmente en aquellos donde se utilizan fertilizantes muy acidificantes –especialmente sulfato y cloruro de amonio–, y donde las aplicaciones de enmiendas de Ca son sub óptimas, y donde las aplicaciones súper-óptimas de K soluble son comunes en la búsqueda de altos rendimientos en suelos químicamente débiles (por ejemplo, con CICE $< 6 \text{ cmol}_c \text{ kg}^{-1}$).
- El análisis en este documento de los factores causantes de la PC es limitado en cierto modo por la falta de libre acceso a datos de calidad de más plantaciones. El autor está muy agradecido con los directivos y agrónomos de las plantaciones que le han suministrado los datos mencionados. Un ambiente de libre intercambio de información puede ser mutuamente beneficioso para toda la industria, a pesar de la tendencia de reserva generalizada que prevalece.
- Finalmente, el autor hace una recomendación en general para que la industria palmera, especialmente

en las Américas, tenga una visión más amplia sobre este trastorno abiótico que parece ser, con base en estos argumentos y evidencias, un desorden nutricional en primera instancia.

El autor quiere invitar a los interesados en la problemática de la PC a realizar una evaluación del sitio web: <http://lapalmadeceite.wikispaces.com> donde se presenta un espectro más amplio de información, incluyendo copias o enlaces de los trabajos completos de otros investigadores que fueron fundamentales durante el desarrollo de esta hipótesis.

Agradecimientos

El autor quiere agradecer a todos los dirigentes y agrónomos palmeros y a los científicos consultados en varias instituciones quienes han brindado un gran apoyo de varias formas durante este proceso de investigación privado conducido por el autor durante los últimos ocho años. La presentación de esta hipótesis en el sitio web del autor contiene un amplio relato de estos agradecimientos. Para los que prefirieron mantener su anonimato el autor quiere expresar su gratitud. Igualmente quiere agradecer a los profesores Diego Roldan, Oscar Calvo y Carlos H. Ortiz por sus trabajos editoriales de la lengua castellana durante las diferentes fases en la preparación de este artículo. Cualquier error remanente es total responsabilidad del autor.

Bibliografía*

- Acosta, A., y F.A. Munévar. 2003. Efecto de drenaje sobre el desarrollo de síntomas de PC. *Better Crops International* Vol. 17, No. 2.
- Albertazzi, H., J. Bulgarelli, y C. Chinchilla. 2005. Onset of spear rot symptoms in oil palm and prior (and contemporary) events. *ASD Oil Palm Papers*, 28:21-41.
- Alvarado, A., C. Chinchilla, J. Bulgarelli, y F. Sterling. 1996. Agronomic factors associated with common spear rot in oil palm. *ASD Oil Palm Papers*, 15:8-28.
- Anuar, A., y K.J. Goh. 2008. Spatial variability of soil inorganic N in a mature oil palm plantation in Sabah, Malaysia. *American Journal of Applied Science* 5(7):1376-1383.
- Bangerth F. 1979. Calcium-related physiological disorders of plants. *Annual Review of Phytopathology* 17:97-122.
- Billotte, N. et al. 2006. Development and characterization of oil palm microsatellite markers. *Proc. Int. Symposium on Oil Palm Genetic Resources*. Kuala Lumpur, Malaysia. MPOB, p. 480-496.
- Boari, A. de J. 2008. Estudos realizados sobre o amarelecimento fatal do dendeziero no Brasil. Documento 348. CPATU-Embrapa, Belem PA, Brasil.

* Las publicaciones indicadas con asterisco están disponibles en <http://lapalmadeceite.wikispaces.com>.

- Breure, C.J. 1994. Development of leaves in oil palm (*Elaeis guineensis*) and determination of leaf opening rate. *Experimental Agriculture* 30:467-472.*
- Breure, J., e I. Bos. 1992. Development of elite families in oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.). *Euphytica* 64.
- Broschat, T.K., y M.L. Elliott. 2005. A Key to Common Landscape Palm Disorders and Diseases in the Continental United States. *Palms*. 49(3):143-148. <http://flrec.ifas.ufl.edu/KeyToPalmDisordersAndDiseases.pdf>
- Chang, Y.C., J.P. Albano, y W.B. Miller. 2008. Oriental hybrid lily cultivars vary in susceptibility to upper leaf necrosis. *Proc XXVII IHC-S5 Ornamentals*. Editor-in-Chief: R.A. Criley
- Chang, Y.C., K. Grace-Martin, y W.B. Miller. 2004. Efficacy of exogenous calcium applications for reducing upper leaf necrosis in *Lilium*. *HortScience* 39(2):272-275.
- Chang, Y.C., y W.B. Miller. 2004. The relationship between leaf enclosure and upper leaf necrosis in *Lilium*. *J. Amer. Soc. Hort. Sci* 129(1):128-133.
- Cherdchai P., A. Rodriguez, I. Sanders & P. Jeffries. 2009. The role of mycorrhizas in more sustainable oil palm cultivation. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 135:187-193.
- Chinchilla, C. 2008. Las muchas caras de las pudriciones del cogollo y flecha en la palma aceitera y la importancia de un enfoque integral para su manejo. *ASD Palm Papers* 32:1-25.
- Corner, E.J.H. 1966. *The Natural History of Palms*. Weidenfeld & Nicolson, London.
- Cristancho, J.A., C.A. Castilla, M. Rojas, F. Munévar, y J.H. Silva. 2007. Relación entre la saturación de Al, Mg, K y la tasa de crecimiento en la pudrición de cogollo de la palma de aceite en la Zona Oriental colombiana. *Revista Palmas* 28 No. 2.
- Cristancho, J.A., M.M. Hanafi, S.R. Syed Omar, e Y.M. Rafii. 2010a. Chemical characteristics of representative high aluminium saturated soil as affected by addition of soil amendments in a closed incubation system. *Malaysian Journal of Soil Science* 13:13-28.
- Cristancho, J.A., M.M. Hanafi, S.R. Syed Omar, y M.Y. Rafii. 2010b. Variations in oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) progeny response to high aluminium concentrations in solution culture. *Plant Biology* 2010.
- Cristancho, R.J.A., N.A. Rincon, G.E.M. Garzón, y L.A. Santacruz. 2011. Leaf nutrient content differences between interspecific (O×G) and tenera (D×P) oil palm hybrids at the nursery and immature stages of growth. Paper for Conferencia Internacional PIPOC de MPOB, Malaysia: November 2011.
- De Franqueville, H. 2001. Oil palm bud rot in Latin America: preliminary review of established facts and achievements. CIRAD/BUROTROP, France. 33 p.
- De Lorenzo, G., R. D'Ovidio, y F. Cervone. 2001. The role of polygalacturonase-inhibiting proteins (Pgips) in defense against pathogenic fungi. *Annual Review of Phytopathology*, 39:313-335. <http://annualreviews.org/doi/abs/10.1146/annurev.phyto.39.1.313>
- Delvaux, B., y G. Rufuikiri. 2003. Ion absorption and proton extrusion by banana roots. En sistema radical del banano: hacia un mejor conocimiento para su manejo productivo. *Memorias de un Simposio Internacional*, San José, Costa Rica, 3-5. INIBAP. Nov. 2003.
- Duff, A. 1963. The bud rot little leaf disease of the oil palm. *Journal of West African Institute for Oil Palm Research* 4(14):176-190.*
- Fairhurst, T. 1996. Management of nutrients for efficient use in smallholder oil palm plantations. PhD, Department of Biological Sciences, Wye College, London. 211pp.
- Fairhurst, T., y R. Härdter. 2003. Oil palm: Management for large and sustainable yields. PPI & PPIC, East and Southeast Asia Programs. Singapore. pp 382.
- Fairhurst, T., J.P. Caliman, R. Härdter, y C. Witt. 2005. Oil Palm: Nutrient Disorders and Nutrient Management. PPI/PPIC-IPI. Singapore.
- Fedepalma-Cenipalma. 2009. Plan Nacional de Manejo de la Pudrición del Cogollo. Bogotá Colombia. www.fedepalma.org/document/2009/plan_manejo_PC.pdf
- Fenton, G., M. Conyers. 2002. Interpreting soils tests for Ca y Mg. Acid Soils Action Program No.7. NSW Dept Agriculture, Wagga Wagga, NSW Australia. http://www.dpi.nsw.gov.au/_data/assets/pdf_file/0/005/166415/ca-mg-test-ratios.pdf
- Flood, J. 2006. A Review of Fusarium Wilt of Oil Palm Caused by *Fusarium oxysporum*. Symposium on Fusarium-Induced Diseases of Tropical Perennial Crops. *Phytopathology* 96:660-662.
- Fundación Konrad Adenauer. 2008. Expansión de la Palma en Colombia. KAS Papers No. 2, noviembre 2008. http://www.kas.de/wf/doc/kas_15037-1522-4-30.pdf
- Grogan, R.G. 1981. The science and art of plant-disease diagnosis. *Annual Review of Phytopathology* 19:333-351.
- Guest, D., y A. Drenth. 2010. Informe sobre la visita a las zonas de producción palmera colombiana. Ver sitio web de Cenipalma: http://www.cenipalma.org/es/guest_drent_conclusiones_pc
- Hanger, B.C. 1979. The movement of calcium in plants. *Communications in Soil Science and Plant Analysis* 10:171-193.

- Hepler, P.K. 2005. Calcium: A central regulator of plant growth and development. *The Plant Cell* 17:2142-2155. <http://www.plantcell.org/cgi/content/full/17/8/2142>
- Herron, S.R., A.E. Jacques, J.A. Benen, R.D. Scavetta, J. Visser, y F. Frances. 2000. Structure and function of pectic enzymes: virulence factors of plant pathogens. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 97(16):8762-8769.
- IDEAM. 2005. Atlas de Radiación Solar de Colombia. IDEAM, Ministerio de Medio Ambiente, Bogotá. http://www.upme.gov.co/Docs/Atlas_Radiacion_Solar/0-Primera_Parte.pdf
- International Plant Nutrition Institute (IPNI). 2011. Deficiency Symptoms in Oil Palm. Southeast Asia Program. Online. <http://www.arabis.org/WhitePapers/OilPalm-NutrientDefSymptoms.pdf>
- Jim, C.Y. 1998. Physical and chemical properties of a Hong Kong roadside soil in relation to urban tree growth. *Urban Ecosystems* 2:171-181.
- Jourdan, C. et al. 2000. Root system architecture and gravitropism in the oil palm. *Annals of Botany* 85:861-868.
- Jourdan, C., y H. Rey. 1997. Architecture and development of the oil-palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) root system. *Plant and Soil* 189:33-38.
- Kallarackal, J., y S.J. George. 2004. Water use of irrigated oil palm at three different locations in peninsular India. *Journal of Oil Palm Research* 16(1):45-53.
- Kee, K.K., K.J. Goh, y P.S. Chew. 1995. Effects of N and K fertilizer on soil pH and exchangeable K status on acid soils in an oil palm ecosystem in Malaysia. In: *Plant-Soil Interactions at Low pH: Principles and Management*. R.A. Date Editor: Springer.
- Kirkby, E.A. 1979. Maximizing calcium uptake by plants. *Communications in Soil Science and Plant Analysis* 10:89-113.
- Laing, D.R. 2010. La causa de la pudrición de cogollo en la palma de aceite: papel del calcio en una hipótesis abiótica-edáfica. Conferencia Magistral, Memorias XII Congreso Ecuatoriano de la Ciencia del Suelo: El Suelo como Factor de Mitigación del Cambio Climático. Santo Domingo, Provincia de Los Tsáchilas.
- Laranjeira, F.F., A. Bergamin Filho, L. Amorim, R.D. Berger, y B. Hau. 1998. Análise espacial do amarelecimento fatal do dendezeiro como ferramenta para elucidar sua etiologia. *Fitopatologia Brasileira* 23(3):397-403.
- Lecourieux, D., R. Ranjeva, y A. Pugin. 2006. Calcium in plant defence-signalling pathways. *New Phytologist*, 171:249-269. doi: 10.1111/j.1469-8137.2006.01777.
- Liew, V.K., A.R. Zaharah, M.H. Musa, y H. Aminudin. 2010. Nutrient absorption by oil palm primary roots. *Journal of Oil Palm Research* 22:711-720.
- Mariau, D., H. van de Lande, J. Renard, M. Dollet, L. Rocha, R. Rios, F. Orellana, y F. Corrado. 1992. Pudriciones del cogollo en palma aceitera en América Latina. *Sintomatología: epidemiología e incidencia. Oléaginoux*, 47(11):605-618.
- Marschner, H. 1995. *Mineral Nutrition of Higher Plants*. Second Edition. 889pp. Academic Press. London.
- Martínez G., N.A. Arias, G.A. Sarria, G.A. Torres, F. Varón, C. Noreña, S. Salcedo, H. Aya, J.G. Ariza, R. Aldana, L.C. Martínez, Ó. Moya, y C.A. Burgos. 2009. Manejo integral de la pudrición de cogollo (PC) de la palma de aceite. Cartilla Técnica No. 1. Fedepalma y Cenipalma, Bogotá.
- McLaughlin B., y R. Wimmer. 1999. Calcium physiology and terrestrial ecosystem processes. *New Phytology* 142:373-435 <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1046/j.1469-8137.1999.00420.x/pdf>
- Mesa, J. 2010. Cómo se ha comportado la productividad de la palma de aceite en Colombia?: en Retos y Perspectivas de la Productividad en el Sector Palmero Colombiano. Memorias del XXXIX Congreso Nacional de Cultivadores de Palma de Aceite. Cali, 9 de Junio del 2010.
- Mezón, R.G., C.M. Chinchilla, G. Castrillo, y D. Salamanca. 1994. Biología y hábitos de *Rhynchosporium palmarum* L. asociado a la palma aceitera en Costa Rica. *ASD Oil Palm Papers* 8:14-21.
- Munévar, F.A., A.G. Acosta, y P.L. Gómez. 2001. Factores edáficos asociados con la Pudrición de Cogollo de la palma de aceite en Colombia. *Revista Palmas, Bogotá: Cenipalma*, 22(2):9-19.
- Munévar, F.A., A. Romero, J.A. Cristancho, y N.A. Arias. 2005. Variación de las concentraciones foliares de nutrientes según la edad fisiológica de las hojas de la palma de aceite en dos localidades de Colombia. *Palmas Vol. 26 No. 3*.
- Munévar, F.A., y A.A. Romero. 2009. Variabilidad del silicio y su relación con la ocurrencia de la pudrición del cogollo en la palma de aceite (*Elaeis guineensis* Jacq.): Una evaluación edáfica y foliar. XVIII Congreso Latino-americano de la Ciencia del Suelo. San José, Costa Rica.
- Munévar, F.A., y A.G. Acosta. 2002. Recomendaciones de manejo del cultivo de la palma de aceite para minimizar el impacto de la Pudrición de cogollo. En: *Ceniavances. Boletín. No. 97 (Agosto 2002)*. Bogotá: Cenipalma, p. 1-4.
- Nelson, P.N., M. Banabas, D.M. Scotter, y M.J. Webb. 2006. Using soil water depletion to measure spatial distribution of root activity under oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.). *Plant & Soil* 286:109-121.
- Nelson, P.N., S.B. Berthelsen, M.J. Webb, y M. Banabas. 2010. Acidification of volcanic ash soils under oil palm in Papua New Guinea: effects of fertilizer type and placement. 19th World Congress of Soil Science:

- Soil Solutions for a Changing World. August 2010, Brisbane, Australia.
- Peña, E.A., R. Reyes, y S.A. Bastidas. 2008. Evaluación del comportamiento de la etapa juvenil de la palma de aceite (*Elaeis guineensis* Jacq.) bajo tres tipos de cultivo de cobertura en Tumaco, Colombia. <http://www.corpoica.org.co/sitioweb/archivos/oferta/evaluaciondecomportamientodelaetapajuvenil.pdf>
- Peña, R., Y. Rubiano, A. Peña, y B. Chaves. 2009. Variabilidad espacial de los atributos de la capa arable de un inceptisol del piedemonte de la cordillera Oriental (Casanare, Colombia). *Agronomía Colombiana* 27(1):111-120.
- Ploetz, R.C. 2000. Panama disease: A classic and destructive disease of banana. Online. *Plant Health Progress* doi:10.1094/PHP-2000-1204-01-HM.
- Ramírez, F. 2008. Validación de niveles críticos de Mg en el suelo y follaje de la palma aceitera: Estudio de caso en Costa Rica. Memorias de XI Congreso Ecuatoriano de la Ciencia de Suelos, Quito.*
- Rojas, M. 2005. Efecto de las condiciones edáficas sobre la dinámica del complejo pudrición de cogollo en palma de aceite adulta (*Elaeis guineensis* jacq.) en la región de San Carlos de Guaroa, Meta. Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia, Facultad de Ciencias Agropecuarias Escuela de Ingeniería Agronómica, Tunja.
- Romero, A.A. 2009. Variabilidad del silicio y su relación con la ocurrencia de la pudrición de cogollo en la palma de aceite (*Elaeis guineensis* Jacq.). Tesis de Maestría en Ciencias Agrarias. Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Agronomía, Bogotá Colombia.
- Sapak, Z., S. Meón, y Z. Mior. 2008. Effect of Endophytic Bacteria on Growth and Suppression of Ganoderma Infection in Oil Palm. *International Journal of Agriculture and Biology*. 10(2):127-132. http://www.fspublishers.org/ijab/past-issues/IJAB_VOL_10_NO_2/1.pdf
- Sathish, D.K., y C. Mohankumar. 2007. RAPD markers for identifying oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) parental varieties (*dura* & *pisifera*) and the hybrid tenera. *Indian Journal of Biotechnology* 6:354-358.
- Scavetta, R. et al.1999. Structure of a plant cell wall fragment complexed to pectate lyase. *Plant Cell* 11:1081-1092. <http://www.plantcell.org/content/11/6/1081.full.pdf>
- Serrano, E. 2003. Banana soil acidification in the Caribbean coast of Costa Rica and its relationship with increased aluminium concentrations. Memorias de un Simposio Internacional, San José, Costa Rica, 3-5. INIBAP. Nov. 2003.
- Silva, H.M., P. Celestino Filho, D.R. Trindade, H.E.O. Conceição, A.A. Müller, y R.M. Alves. 1995. Estado atual dos conhecimentos sobre a doença amarelecimento fatal (AF) do dendezeiro (*Elaeis guineensis* Jacq.) no Estado do Pará. In Workshop Sobre a Cultura do Dende, 1995. Manaus. p 87-98. (Documento revisado en detalle por Boari, 2008).
- Singh, R.P., A.C. Avila, A.N. Dusi, A. Boucher, D.R. Trindade, W.G. van Slobbe, S.G. Ribeiro, M.E.R. Fonseca. 1988. Association of viroid like nucleic acids with the fatal yellowing disease of oil palm. *Fitopatologia Brasileira* 13(4):392-394.
- Sterling, F., A. Alvarado. 1996. Crown disease-common spear rot: genetic differences and effect on initial production. *ASD Technical Papers* 12:18-32.
- Tailleux, B. 1971. The root system of the oil palm in the San Alberto plantation in Colombia. *Olegineux* 7:435-447.
- Taylor, M., y S.J. Locascio. 2004. Blossom-End Rot: A Calcium Deficiency. *Journal of Plant Nutrition* 27:123-139.
- Torres, G.A., G.A. Sarria, F. Varón, M.D. Coffey, M.L. Elliott, y G. Martínez. 2010. First report of Bud Rot in African oil palm Caused by *Phytophthora palmivora*. *Plant Disease* Vol.94 No.94:163.
- Turner, D.W., y F.E. Rosales. 2003. Sistema radical del banano: hacia un mejor conocimiento para su manejo productivo. Memorias de un Simposio Internacional, San José, Costa Rica, 3-5. INIBAP. Nov. 2003.
- Van Slobbe, W.G., y R.L. Souza. 1991. Amarillamiento fatal o pudrición de cogollo en Denpasa, Brasil. *Revista Palmas*, Santafé de Bogotá, Colombia 12 (2):17-23.
- Vlek, P. et al. 2005. The potential of oil palm and forest plantations for Carbon sequestration on degraded land in Indonesia. *Ecology and Development Series* No. 28.*
- Wardlaw, C.W. 1958. Notes on the visit to the Belgian Congo. Illustrated Report. The United Africa Co., London (Referencia notado por Hubert De Franqueville, 2001).
- Webb, M., S. Bethelsen, P. Nelson, y H. van Rees. 2009. Overcoming magnesium deficiency in oil palm crops on volcanic soils in Papua New Guinea. Final Report, ACIAR Canberra, Australia. <http://aciarc.gov.au/system/files/node/10737/SMCN-2000-FinalReport>.
- Zaharah, A.R., J. Hawa y A.H. Sharifuddin. 1985. Accumulation and migration of phosphate applied as rock phosphate in an oil palm plantation. *Pertanika*, 8(3):317-321.
- Zeven, A.C. 1967. The semi-wild oil palm and its industry in Africa. *Onderzoekingen, Proefschrift Landbouwho-geschool Wageningen* pp.178.*