



www.grupocompas.com

El Control ecológico de plagas en cultivos hortícolas

Julio Gabriel-Ortega
Gema Burgos López
Heidi Flores Ramírez
Jessica Morán Morán
Fernando Ayón Villao

El Control ecológico de plagas en cultivos hortícolas

Julio Gabriel-Ortega
Gema Burgos López
Heidi Flores Ramírez
Jessica Morán Morán
Fernando Ayón Villao

ISBN: 978-9942-53-192-6
Primera edición, 2026

© **Autor**

Julio Gabriel-Ortega

Doctor en Producción Agraria y Aplicaciones Biotecnológicas, Máster en Genética, Ingeniero Agrónomo, Universidad Estatal del Sur de Manabí, Jipijapa, Ecuador, j.gabriel@proinpa.org, <https://orcid.org/0000-0001-9776-9235>

Gema Burgos López

Magister en Agropecuaria, Ingeniera Agropecuaria, Consultora. Portoviejo, Ecuador, burgosgema38@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0002-0025-3679>

Ing. Heidi Flores Ramírez

Maestrante en Educación mención en Docencia e Investigación Superior, Universidad Estatal de Milagro, Ingeniera Agropecuaria, Manta, Ecuador, hfarenas419@hotmail.com, <https://orcid.org/0000-0001-9969-8864>

Jessica Morán Morán

Magister en microbiología, Ingeniera Agrónoma, Universidad Estatal del Sur de Manabí, Jipijapa, Ecuador, jessica.moran@unesum.edu.ec, <https://orcid.org/0000-0002-6487-1038>

Fernando Ayón Villao

Magister en Agroecología y Agricultura Sostenible, Ingeniero Agrónomo, Universidad Estatal del Sur de Manabí, Jipijapa, Ecuador, fernando.ayon@unesum.edu.ec, <https://orcid.org/0000-0003-4772-9344>

© **Editorial Grupo Compás, 2026**

Guayaquil, Ecuador
www.grupocompas.com
<http://repositorio.grupocompas.com>

Primera edición, 2026

Esta obra ha sido sometida a un proceso de evaluación bajo el sistema de arbitraje doble ciego (double-blind peer review), garantizando el anonimato tanto de los autores como de los evaluadores externos. El dictamen favorable certifica que el contenido cumple con los más altos estándares de rigor científico, calidad editorial y originalidad exigidos por la comunidad académica internacional para su indexación y reconocimiento científico.



ISBN: 978-9942-53-192-6

DOI: 10.31876/9789942531926

Distribución online

Acceso abierto

Código UNESCO:

5102.01 Agricultura

Clasificación decimal

Dewy/Cutter:

Área: Ciencias Agrícolas

El proyecto didáctico “Control ecológico de plagas en cultivos hortícolas”, es una obra colectiva escrita por varios autores en base a las investigaciones realizadas en el marco del proyecto de Producción de hortalizas en campo e invernadero – Fase II, de la Carrera de Agropecuaria de la Universidad Estatal del Sur de Manabí.

Cita

Gabriel-Ortega, J., Burgos, G., Flores, H., Morán, J. Ayón, F. (2026). *El Control ecológico de plagas en cultivos hortícolas*. Editorial Grupo Compás.

Control ecológico de plagas en cultivos hortícolas

Índice

Contenido

Capítulo I. Importancia de las plagas en los cultivos hortícolas	1
Capítulo II. Cómo atacan los fitopatógenos	10
Capítulo III. Cómo se defienden las plantas.....	22
Capítulo IV. Uso de fungicidas químicos para el control de patógenos.....	32
Capítulo V. Microorganismos usados en el control ecológico de patógenos foliares	47
Capítulo VI. Estrategia ecológica para el control de plagas.....	66

Control ecológico de plagas en cultivos hortícolas

Capítulo I.

Importancia de las plagas en los cultivos hortícolas

Resumen

Se proyecta que la población humana actual es de 7 600 millones, y alcanzará a 8 600 millones en el 2030, a 9 800 millones en 2050 y los 11 200 millones en 2100. Por lo que se necesitará una producción de alimentos cada vez más sostenible y confiable, pero las plagas plantean un serio problema para la seguridad alimentaria mundial, lo que implica el desarrollo de mecanismos eficientes y medioambientalmente amigables para su control, basados, además, en una comprensión profunda de estas. En este libro, nos centraremos en el control ecológico de plagas (CEP). Compartiremos nuestras experiencias en el CEP en la producción de hortalizas de importancia económica y alimenticia, que son cultivadas en campo e invernadero. Está claro que, el CEP es un enfoque que busca potenciar los sistemas naturales para reforzar los procesos naturales de regulación de plagas y mejorar la producción agrícola. Esta práctica puede definirse como el uso de múltiples tácticas de forma compatible para mantener las poblaciones de plagas a niveles inferiores a los que causan daños económicos, a la vez que proporciona reducción de costos de producción y protección contra riesgos para los seres humanos, los animales, las plantas y el medio ambiente.

Palabras clave: manejo ecológico de plagas, manejo integrado de plagas, mecanismos eficientes, reducción de riesgos, importancia económica.

Abstract

The current human population is projected to be 7.6 billion, reaching 8.6 billion by 2030, 9.8 billion by 2050, and 11.2 billion by 2100. This will necessitate increasingly sustainable and reliable food production. However, pests pose a serious challenge to global food security, requiring the development of efficient and environmentally friendly pest control mechanisms based on a deep understanding of these pests. In this book, we will focus on ecological pest management (EPM). We will share our experiences with EPM in the production of economically and nutritionally important vegetables, grown both in open fields and greenhouses. EPM is clearly an approach that seeks to enhance natural systems to strengthen natural pest regulation processes and improve agricultural production. This practice can be defined as the compatible use of multiple tactics to maintain pest populations below levels that cause economic damage, while simultaneously reducing production costs and protecting against risks to humans, animals, plants, and the environment.

Keywords: ecological pest management, integrated pest management, efficient mechanisms, risk reduction, economic importance.

Importancia económica y nutricional de las hortalizas

Una alimentación saludable y de alta calidad requiere el consumo de una amplia diversidad de categorías de alimentos en las cantidades adecuadas (Schreinemachersa *et al.*, 2025). A nivel mundial, la prevalencia del hambre se ha reducido a 795 millones de personas en 2015 (FAO *et al.*, 2015), lo que indica un progreso en la garantía de un acceso adecuado a los alimentos básicos, medido en términos de ingesta calórica. Sin embargo, se estima que 2000 millones de personas se ven afectadas por una ingesta insuficiente de micronutrientes (OMS/FAO, 2003) y otros 2100 millones de personas tienen sobrepeso u obesidad (Ng *et al.*, 2014).

Las hortalizas y las frutas son fuentes esenciales de los micronutrientes necesarios para una alimentación más saludable. El potasio de las hortalizas ayuda a mantener una presión arterial saludable, su contenido en fibra dietética reduce los niveles de colesterol en sangre y puede disminuir el riesgo de enfermedades cardíacas, el folato (ácido fólico) reduce el riesgo de defectos congénitos y la vitamina A mantiene los ojos y la piel sanos, mientras que la vitamina C no solo mantiene los dientes y las encías sanos, sino que también ayuda a la absorción del hierro (Schreinemachersa *et al.*, 2025). Reconociendo los importantes beneficios nutricionales de las frutas y hortalizas, la Organización Mundial de la Salud (OMS) recomienda un consumo mínimo de 400 g al día para prevenir enfermedades crónicas (especialmente enfermedades cardíacas).

Las hortalizas más dominantes en la economía alimentaria mundial son los tomates, las cucurbitáceas (calabazas, calabacines, pepinos y pepinillos), las aliáceas (cebollas, chalotas, ajos) y los ajíes o chiles. Estas hortalizas se consumen en casi todos los países, aunque con mucha variación en cuanto a forma, tamaño, color y sabor (Yang y Keding, 2009).

En la región latinoamericana, menos del 10% de la población adulta cumple con la recomendación diaria de consumir 5 raciones al día, de frutas y hortalizas. Un reciente estudio ecológico estimó la prevalencia del consumo diario de frutas y hortalizas en 144 ciudades de ocho países latinoamericanos: Argentina, Brasil, Chile, Colombia, México, Perú, Guatemala y El Salvador; y exploró los patrones según los factores contextuales urbanos. Las ciudades con un mayor desarrollo socioeconómico, empoderamiento de las mujeres, menor desigualdad de género y con zonas climáticas templadas tenían la mayor proporción de población adulta que consumía frutas y hortalizas a diario. Los resultados aportan una valiosa perspectiva sobre los retos de salud urbana y ofrecen una base para el diagnóstico local y las soluciones específicas.

Los daños causados por las plagas

Por otra parte, los daños producidos en los cultivos por las plagas han tenido un grave impacto en la población. El término plaga, de acuerdo con la FAO [Food and Agriculture Organization (FAO, 2017)], se define como “Cualquier especie, raza o biotipo vegetal, animal o agente patógeno dañino para las plantas o productos vegetales”, por propósitos prácticos, asumiremos esta definición en la presente publicación para referirnos a insectos y microorganismos fitopatógenos (Cotes, 2018).

Aproximadamente existen unas 70 000 especies de plagas agrícolas en el mundo (Pimentel *et al.*, 1997), cerca de 10 000 especies de insectos (Dhaliwal *et al.*, 2007), 150 especies de bacterias (Chisholm *et al.*, 2006), 2 000 virus (Hull, 2013) y más de 10 000 especies de hongos y oomicetos (Govorushko, 2012). Dentro de estos últimos, hay más de 350 especies que son toxigénicas (Govorushko, 2012).

De acuerdo con varios autores las pérdidas por agentes bióticos superan el 30%. Heinrich y Hergt (2003) estiman en 33%, Pimentel *et al.* (1999) en 40%, mientras que Singh (2014) sugiere un estimativo mayor de pérdidas causadas por patógenos fúngicos.

Las plantas crecen, pero no se mueven del lugar de la siembra, por lo tanto, son incapaces de escapar al ataque de las diferentes plagas (insectos y fitopatógenos). Las pérdidas de cultivos debidas a estos pueden ser devastadoras hasta el punto de crear hambrunas. Los efectos socioeconómicos de las epidemias y las pérdidas de cultivos están ejemplificados por algunas enfermedades invasoras icónicas, cuyo ataque se presenta justo cuando las comunidades dependen de un único cultivo básico que resulta afectado (Cotes, 2028).

La hambruna de Irlanda es de la más conocida y fue causada por el oomiceto *Phytophthora infestans*, entre 1845 a 1847, que causó un millón de muertes en Irlanda y más de dos millones de emigrantes hacia Europa continental (Carefoot & Sprott, 1967). Esto debido a la alta dependencia de la papa por parte de la población irlandesa para su sustento, a la ausencia de resistencia de la planta y a las condiciones ambientales.

La epidemia de Bengala, en 1943, ocurrió la mancha marrón del arroz (*Cochliobolus miyabeanus*), que se estima causó la muerte por inanición de dos millones de personas, por la alta dependencia de la población de este cultivo (Padmanabhan, 1973).

Ullstrup (1972) reportó que entre 1970 y 1971, en Estados Unidos, ocurrió la epidemia del tizón foliar del maíz (*Cochliobolus heterostrophus*), que destruyó completamente estos cultivos (raza T). Este maíz tenía un gen heredado citoplasmáticamente para esterilidad

masculina (Tcms), el cual se incorporó en el 85% de los cultivares americanos. Pese a las pérdidas económicas, nadie murió, y el problema pudo solucionarse retirando los cultivares susceptibles e incorporando nuevos híbridos resistentes.

Las poblaciones de fitopatógenos y de insectos plaga son genéticamente variables en el tiempo y en el espacio (Cotes, 2028). Aunque se han hecho muchos estudios epidemiológicos, es difícil predecir el origen de la próxima catástrofe que afectará en alguna parte del globo terraqueo a uno o varios de nuestros cultivos vitales para la seguridad alimentaria o para la generación de divisas. Más de una décima parte de las plagas reportadas a nivel mundial ha alcanzado a más de la mitad de los países que cultivan las correspondientes especies vegetales huéspedes (Cotes, 2018). Si las tendencias actuales continúan, muchos países productores estarán completamente saturados de plagas a mediados del siglo y la dispersión de estas aumentaría con la ampliación numérica de los huéspedes. La dispersión global de algunas plagas ha sido rápida, pero las asociaciones de estas son fuertemente regionalizadas y siguen las distribuciones de sus huéspedes (Cotes, 2018).

Las asociaciones de plagas se correlacionan significativamente con la socio-economía, el clima y la latitud. Los cultivos tropicales con rangos latitudinales restringidos tienden a estar más saturados de insectos plaga y de patógenos que las gramíneas crecidas en zonas templadas con amplios rangos latitudinales; aunque es probable que el cambio climático influya en la distribución futura de las plagas. Vale decir, en todo caso, que a pesar de la continua dispersión de insectos plaga y de fitopatógenos, el grado de homogeneización biótica sigue siendo moderado, aunque está creciendo (Cotes, 2018).

Los hongos fitopatogénicos lideran la invasión mundial en la agricultura, aun cuando presentan una gama más restringida de huéspedes (Bebber *et al.*, 2014). Solo a los hongos fitopatogénicos se les atribuye entre el 27% y el 42% de las pérdidas de alimentos a nivel mundial (Singh, 2014). Los artrópodos destruyen entre el 18% y el 26% de las cosechas anuales, y es en el campo, antes de la cosecha, en donde se produce la mayor pérdida de cultivos (13-16 %) (Culliney, 2014). Esta situación se agrava en países en desarrollo.

Control ecológico de las plagas (CEP)

Se proyecta que la población humana actual es de 7 600 millones, y alcanzará a 8 600 millones en el 2030, a 9 800 millones en 2050 y los 11 200 millones en 2100 [Unit Nations, (UN, 2025)]. Por lo que se necesitará una producción de alimentos cada vez más sostenible y confiable, pero las plagas plantean un serio problema para la seguridad alimentaria mundial, lo

que implica el desarrollo de mecanismos eficientes y medioambientalmente amigables para su control, basados, además, en una comprensión profunda de estas (Cotes, 2018).

La intensificación de la agricultura en el último siglo y al presente, se caracterizó por un incremento del comercio internacional, la introducción de nuevos cultivos y la consecuente transferencia de plagas a nivel mundial (Cotes, 2018). Esto ha conllevado a una excesiva dependencia del control químico, frecuentemente utilizado de forma irracional, exagerada e indiscriminada, lo cual ha generado consecuencias negativas, como la resistencia de las plagas, mayores costos de producción, residuos de agroquímicos en los productos de consumo, contaminación ambiental, pérdida de biodiversidad y riesgos para la salud humana (Blettler *et al.*, 2022). Esta situación ha abierto las puertas a las nuevas alternativas para una agricultura sostenible, en cuyo contexto, el control biológico ha ganado gran interés a escala mundial, dada la mayor sensibilidad de productores y consumidores a la importancia de usar prácticas más sostenibles, saludables y que protejan o aumenten la biodiversidad (Bale *et al.*, 2008).

Esto, por supuesto, supone la utilización de componentes que permitan mantener las plagas por debajo de los niveles de daño económico sin perturbar los agro-ecosistemas, escenario en el cual el control biológico es visto como un componente fundamental de programas de manejo integrado de plagas (MIP) y de manejo integrado de cultivos (MIC).

Lo anterior implica integración disciplinaria y metodológica para abordar e implementar estos conceptos, de forma que se tenga en cuenta la educación de consumidores y productores, los valores sociales y los componentes económicos relacionados con el desarrollo e implementación de dichos programas.

En este libro, nos concentraremos en el control ecológico de plagas (CEP) en hortalizas de importancia económica y alimenticia, que son cultivadas en campo e invernadero. Está claro que, el CEP es un enfoque que busca potenciar los sistemas naturales para reforzar los procesos naturales de regulación de plagas y mejorar la producción agrícola (UN, 2025)]. Este CEP puede ser considerada como parte del manejo ecológico de plagas (MEP), o también conocido como Manejo Integrado de Plagas (MIP), que puede ser definido como el uso de múltiples tácticas de forma compatible para mantener las poblaciones de plagas a niveles inferiores a los que causan daños económicos, a la vez que proporciona protección contra riesgos para los seres humanos, los animales, las plantas y el medio ambiente (Cotes 2018, UN, 2025). El MEP fomenta al CEP, aprovechando al máximo los procesos y métodos naturales y culturales, incluyendo la resistencia de los hospedantes y el control biológico. El MEP se centra en el

crecimiento de un cultivo sano con la mínima perturbación posible de los agro-ecosistemas, fomentando así los mecanismos naturales de control de plagas (UN, 2025). Los pesticidas químicos se utilizan solo cuando estos métodos naturales no logran mantener las plagas por debajo de los niveles perjudiciales (Frison *et al.*, 1998), o se aplican racionalmente, según las recomendaciones técnicas.

Referencias

- Bale, J. S., Van Lenteren, J. C., & Bigler, F. (2008). Biological control and sustainable food production. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 363(1492), 761-776.
- Bebber, D., Holmes, T., & Gurr, S. (2014). The global spread of crop pests and pathogens. *Global Ecology and Biogeography*, 23(12), 1398-1407. doi: 10.1111/geb.12214.
- Blettler, D., Biurrun-Manresa, J., & Fagúndez, G. (2022). A review of the effects of agricultural intensification and the use of pesticides on honey bees and their products and possible palliatives. *Spanish Journal of Agricultural Research*, 20(4), 2171-9292 <https://doi.org/10.5424/sjar/2022204-19516>
- Carefoot, G. L., & Sprott, E. R. (1967). *Famine on the wind: Plant diseases and human history*. Chicago, EE. UU.: Rand McNally & Co.
- Chisholm, S. T., Coaker, G., Day, B., & Staskawicz, B. J. (2006). Host-microbe interactions: Shaping the evolution of the plant immune response. *Cell*, 124(4), 803-814.
- Cotes, A.M. (2018). El concepto del control biológico y sus premisas fundamentales in Alba Marina Cotes (ed.), *Control biológico de fitopatógenos, insectos y ácaros*. Vol. 1, Agentes de control biológico. Agrosavia, Bogotá, Colombia.
- Culliney, T. W. (2014). Crop losses to arthropods in D. Pimentel, & R. Peshin (Eds.), *Integrated pest management* (pp. 201-225). Dordrecht, Holanda: Springer.
- Dhaliwal, G. S., Dhawan, A. K., & Singh, R. (2007). Biodiversity and ecological agriculture: Issues and perspectives. *Indian Journal of Ecology*, 34(2), 100-109.
- FAO (2017). Glosario de términos fitosanitarios. <http://www.fao.org/docrep/W3587E/w3587e03.htm>.
- FAO, IFAD, WFP. (2015). *The State of Food Insecurity in the World 2015*. In: *Proceedings of Meeting the 2015 International Hunger Targets: Taking Stock of Uneven Progress*. Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO), Rome.

- Frison E. A., C.S. Gold, E. B. Karamura, R. A. Sikora (1998) Mobilizing IPM for sustainable banana production in Africa Proceedings of a workshop on banana IPM held in Nelspruit, South Africa — 23-28 November 1998, INIBAP, 1998
- Govorushko, S. (2012). Natural processes and human impacts: Interactions between humanity and the environment. Dordrecht, Holanda: Springer. doi: 10.1007/978-94007-1423-6.
- Heinrich, D., & Hergt, M. (2003). Ecology: dtv – atlas. Moscú, Rusia: Rybari.
- Hull, R. (2013). Plant virology (5. a Ed.). doi: 10.1016/C2010-0-64974-1.
- Ng, T.M., Fleming, M., Robinson, B., Thomson, Graetz, N., *et al.* (2014). Global, regional, and national prevalence of overweight and obesity in children and adults during 1980–2013: a systematic analysis for the Global Burden of Disease Study 2013. *Lancet*, 384(2014), 766-781. [https://doi.org/10.1016/S0140-6736\(14\)60460-8](https://doi.org/10.1016/S0140-6736(14)60460-8)
- OMS/FAO. (2003). Diet, Nutrition and the Prevention of Chronic Diseases. Report of a Joint FAO/OMS Expert Consultation. OMS Technical Report Series 916. World Health Organization, Geneva. <https://books.google.com.ec/books?>
- Padmanabhan, S. Y. (1973). The great Bengal famine. *Annual Review of Phytopathology*, 11(1), 11-26.
- Pimentel, D., Bailey, O., Kim, P., Mullaney, E., Calabrese, J., Walman, F., ... Yao, X. (1999). Will the limits of the Earth's resources control human populations? *Environment, Development and Sustainability*, 1, 19-39.
- Pimentel, D., Wilson, C., McCullum, C., Huang, R., Dwen, P., Flack, J., ... Cliff, B. (1997). Economic and environmental benefits of biodiversity. *BioScience*, 47(11), 747-757.
- Schreinemachersa, P., Simmonsb, E.B., & Wopereisc, M.C.S. (2025). Tapping the economic and nutritional power of vegetables. Review Article. *Global Food Security*. doi:10.1016/j.gfs.2017.09.005
- Singh, H. (2014). Management of plant pathogens with microorganisms. *Proceedings of the Indian National Science Academy*, 80(2), 443-454. doi: 10.16943/ptinsa/2014/v80i2/55120.
- UN (2025). Technology Type Group. Increasing crop resilience and productivity. <https://www.ctc-n.org/technology-library/increasing-crop-resilience-and-productivity/ecological-pest-management>

Yang, R.Y., & Keding, G.B. (2009). Nutritional contributions of important African indigenous vegetables *in* Shackleton, C.M., Pasquini, M.W., Drescher, A.W. (Eds.), *African Indigenous Vegetables in Urban Agriculture*. Earthscan, London & Sterling, VA, pp. 105–143.

Control ecológico de plagas en cultivos hortícolas

Capítulo II.

Cómo atacan los fitopatógenos

Resumen

Los fitopatógenos atacan a las plantas debido a que, en la evolución, adquirieron la capacidad de depender de las sustancias producidas por sus hospedantes para sobrevivir. Estas sustancias se encuentran en el protoplasma de las células vegetales, lo cual hace que los patógenos tengan que penetrar primeramente las barreras externas formadas por la cutícula, y por las paredes celulares (PC) antes de poderse nutrir de ellas. Después de penetrar a través de las PC externas, debe penetrar otras paredes; y los contenidos de las células vegetales no siempre están en una forma disponible para el fitopatógeno, por lo que deben ser transformados en unidades más simples que el fitopatógeno pueda absorber y asimilar. Las plantas, como reacción a la presencia y actividades del fitopatógeno, producen estructuras y sustancias químicas que interfieren con el avance o con la existencia del fitopatógeno y para que éste pueda vivir a costa de la planta, debe tener la capacidad de vencer estos obstáculos.

Palabras clave: protoplasma celular, barreras externas, pared celular, maceración de tejidos, enzimas degradadoras, toxinas, polisacáridos.

Abstract

Plant pathogens attack plants because, through evolution, they acquired the ability to depend on substances produced by their hosts for survival. These substances are found in the protoplasm of plant cells, which means that pathogens must first penetrate the external barriers formed by the cuticle and cell walls (CW) before they can obtain nutrients. After penetrating the external CW, they must penetrate other cell walls; and the contents of plant cells are not always in a form readily available to the plant pathogen, so they must be transformed into simpler units that the plant pathogen can absorb and assimilate. In response to the presence and activity of the plant pathogen, plants produce structures and chemical substances that interfere with the plant pathogen's progress or survival. For the plant pathogen to live at the expense of the plant, it must be able to overcome these obstacles.

Keywords: cell protoplasm, external barriers, cell wall, tissue maceration, degrading enzymes, toxins, polysaccharides.

Introducción

Los patógenos atacan a las plantas debido a que, en la evolución, adquirieron la capacidad de depender de las sustancias producidas por sus hospedantes para sobrevivir (Agrios, 2010). Estas sustancias se encuentran en el protoplasma de las células vegetales, lo cual hace que los patógenos tengan que penetrar primeramente las barreras externas formadas por la cutícula, y por las paredes celulares (PC) antes de poderse

nutrir de ellas. (Figura 2.1). Después de penetrar a través de las PC externas, y debe penetrar otras paredes; y los contenidos de las células vegetales no siempre están en una forma disponible para el patógeno, por lo que deben ser transformados en unidades más simples que el patógeno pueda absorber y asimilar. Las plantas, como reacción a la presencia y actividades del patógeno, producen estructuras y sustancias químicas que interfieren con el avance o con la existencia del patógeno y para que éste pueda vivir a costa de la planta, debe tener la capacidad de vencer estos obstáculos.

Para que un patógeno infecte a una planta, debe ser capaz de abrirse paso al interior de ésta, obtener sus nutrientes de ella y neutralizar sus defensas. Los patógenos logran infectar a las plantas principalmente a través de la secreción de compuestos químicos que afectan a ciertos componentes o mecanismos metabólicos de sus hospedantes (Agrios, 2010).

Maceración de tejidos

Aunque algunos patógenos utilizan la fuerza mecánica para penetrar en los tejidos de una planta, sus funciones como fitopatógenos son principalmente de naturaleza química. Por lo tanto, los efectos que ocasionan sobre las plantas son casi siempre el resultado de reacciones bioquímicas que se llevan a cabo entre las sustancias que secreta el patógeno y las que contienen o producen las plantas (Agrios, 2010).

Los principales grupos de sustancias que secretan los patógenos en las plantas y que al parecer participan en la aparición de una enfermedad, ya sea directa o indirectamente, incluyen las enzimas, toxinas, reguladores del crecimiento y polisacáridos (Gabriel *et al.*, 2017, Lutz et

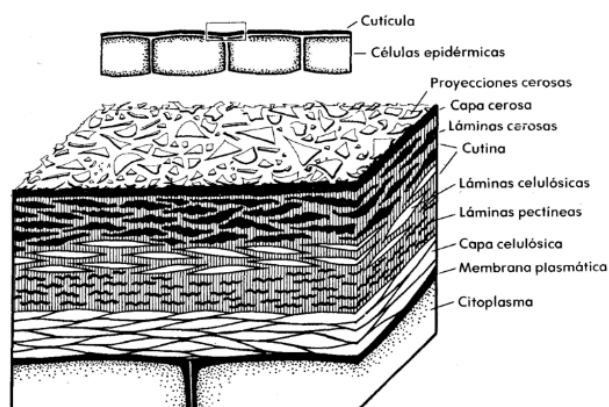


Figura 2.1. Esquema en el que se muestra la estructura y composición de la cutícula y de la pared celular de las células epidérmicas foliares (Fuente: Agrios, 2010)

al., 2024, Srivastava *et al.*, 2024). Estos grupos de sustancias varían ampliamente de acuerdo a la importancia que tienen en la patogenicidad y su importancia relativa puede variar de una enfermedad a otra. Así, en algunas enfermedades, como las pudriciones blandas, las enzimas son probablemente las más importantes, mientras que en enfermedades como la agalla de la corona (*Agrobacterium tumefaciens*), los reguladores del crecimiento son, al parecer, las principales sustancias implicadas, y en el ojo de gallo que afecta a las hojas de café (*Coffea arabica* L.), se debe a la toxina ácido oxálico que secreta el patógeno sobre la planta (Rao & Tewari, 1987). Las enzimas, toxinas y reguladores del crecimiento probablemente en este orden de importancia, son mucho más comunes e importantes que los polisacáridos en el desarrollo de las enfermedades de las plantas.

La maceración de tejidos en las plantas, tiene que ver con la destrucción de la PC. La PC tiene una estructura característica, compuesta de carbohidratos y glicoproteínas (Gabriel *et al.*, 2017, Lutz *et al.*, 2024, Srivastava *et al.*, 2024). La PC está compuesta por sustancias pécticas o pectinas, PC primaria (sustancias pécticas y celulosa), PC secundaria (células que terminan en fase de crecimiento, celulosa, lignina (rigidez), suberina (depende del tejido). La PC primaria, tiene una estructura y composición similar a la secundaria, pero no es exactamente la misma (Klahs *et al.*, 2023).

La PC está compuesta por azúcares como la glucosa, galactosa y Manosa (Yadav *et al.*, 2009), dos pentosas xilosa y arabinosa, dos ácidos urónicos como el ácido glucurónico (glucosa + grupo carboxilo) y ácido galacturónico (galactosa + grupo carboxilo en el C₆). Dos azúcares y dos carbonos, no tienen un oxígeno (Albert *et al.*, 2002). La PC celular está compuesta por polímeros como la celulosa, que es el principal componente de la PC primaria (20 a 30%) y la PC secundaria (40%). La polimerización de las moléculas de glucosa ocurre por la molécula β -1-4 (Beta en el carbono 1 y 4, enlaces glucosídicos).

La lignina, es el principal componente de la PC secundaria (20 a 30%), dependiendo de la célula y el tejido. La lignina es una condensación de moléculas de tipo fenólico (polimerización de compuestos fenólicos)

Las sustancias pécticas, son una polimerización de los ácidos urónicos. El dímero se va a unir mediante enlace α 1, 4.

En las pectinas el 90% de los grupos carboxilo están estratificados y en los pectatos hay predominancia de grupos carboxilo. En la metilación predominan las pectinas (abundancia de

grupos metilo). El esqueleto del polímero está formado por ácido galacturónico, pero de cuando en cuando se inserta un azúcar (remnosa).

La Hemicelulosa, consiste en arabanos, xilanas, galactanas, glucanas. Puede estar formando 25 - 50% de la PC primaria y 30% de la PC secundaria.

Las proteínas de la PC se conocen como extensina, donde abunda la hidroxiprolina.

Enzimas degradadoras de la PC

Las principales enzimas son las celulasas, pectinasas, lignasas y hemicelulasas (Klahs *et al.*, 2023). Estas enzimas son ampliamente distribuidas en la naturaleza y están relacionada con el compuesto que van a degradar.

Las pudriciones blandas, en su mayoría de los casos son ocasionados por bacterias; sin embargo, también existen hongos (Lutz *et al.*, 2024, Srivastava *et al.*, 2024). Consiste en el reblandecimiento de tejidos vegetales que están unidos por sustancias pécticas (cemento). Los principales responsables de la maceración son las enzimas pécticas (pectinasas). Posteriormente entran en acción otras enzimas que degradan la PC (Lutz *et al.*, 2024, Srivastava *et al.*, 2024). Es difícil degradar las ligninas, de tal manera que si existe mayor contenido de lignina en el tejido, abra mayor resistencia de la PC.

Las enzimas pécticas o pectinasas, rompen los enlaces α 1, 4. Algunos rompen en el extremo; otros rompen internamente. Sin embargo, la mayor degradación ocurre cuando el rompimiento es interno. El resultado es que sale agua y electrolitos de la célula (muerte celular y filtración de electrolitos). Esto causa una alteración de la membrana celular. Posiblemente la muerte de células se debe a las toxinas eliminadas durante la maceración. Las pectinasas en sí mismas no tienen un efecto tóxico. Al haber flujo electrolítico puede haber cambio de pH, lo cual hace que la célula muera. Otros dicen que la PC al descomponerse por las sustancias pécticas, se debilita y estos lugares se rompen (Srivastava *et al.*, 2024).

Las evidencias muestran que existe rompimiento de la membrana celular y las células sometidas a enzimas pécticas se plasmolizan (células en medio hipertónico), las células mueren (Srivastava *et al.*, 2024).

Según Collmer y King (1986), el patógeno invasor posee genes estructurales que codifican enzimas pécticas con propiedades físicas y catalíticas particulares. Estos genes son expresados de una manera característica en el tejido del hospedante. Las enzimas son exportadas del citoplasma del patógeno al tejido del hospedante. En algunos tejidos las enzimas

se enfrentan con inhibidores o sustratos protegidos. En otros tejidos las enzimas son activas y rompen polímeros estructurales en la PC primaria y lamela media, facilitando la penetración del patógeno y la colonización.

Las enzimas pécticas (EP) se clasifican según tres criterios: *i.* Por el mecanismo de rompimiento de los enlaces glucosídicos α 1, 4. *ii.* Por los sustratos sobre el que actúan (pectinas o pectatos) y *iii.* Por el lugar donde rompen los enlaces (centro o extremos).

Toxinas

Es una sustancia producida por el patógeno, nociva para la planta, que puede producir parte o todos los síntomas de la enfermedad. Formada principalmente por C, H, O, N y algunas veces S en el caso de hongos. Son resultado del metabolismo secundario. La estructura química de las toxinas es muy variable y pueden ser productos metabólicos del patógeno, no son enzimas, son perjudiciales al hospedante, son factores que condicionan patogenicidad o virulencia, son tóxicos a concentraciones muy bajas (nanogramos).

Hay dificultades técnicas para demostrar la función de las toxinas en la inducción de la enfermedad, debido a que las toxinas son biológicamente activas a muy bajas concentraciones (generalmente 10^{-6} - 10^{-8}), son difíciles de aislar del material vegetal enfermo, pueden ser químicamente inestables, se pueden introducir artefactos cuando las toxinas son administradas a las plantas y es difícil sintetizar ya sea biológicamente o químicamente toxinas marcadas radioactivamente (Srivastava *et al.*, 2024).

Clasificación de las toxinas

Las toxinas producidas por los patógenos pueden clasificarse en dos grandes grupos: *i.* Toxinas no específicas de hospedante (Nonhost-Specific o Nonhost-SelectiveToxins); *ii.* Toxinas específicas de hospedante (Host-Specific o Host-SelectiveToxins) (Lutz *et al.*, 2024, Srivastava *et al.*, 2024).

Toxinas específicas

Toxinas selectivas del hospedante, sólo son tóxicos en aquellas plantas que normalmente son hospedantes del patógeno. La toxina es nociva a bajas concentraciones. Este tipo de toxinas son producidas por un reducido número de hongos (Lutz *et al.*, 2024). Algunos ejemplos, son la toxina victorina o HV, toxina T, toxina HC, y las diferentes toxinas producidas por patotipos de *Alternaria alternata* (toxina AAL en tomate, toxina AF en frutilla, toxina AM en manzana, toxina ACT en mandarina, toxina ACL en limón y toxina HS en caña de azúcar).

Toxinas no específicas

Actúa sobre otras plantas. Incrementan la gravedad de la enfermedad, es decir que su presencia afecta la virulencia del patógeno; sin embargo, no son esenciales para que el patógeno cause enfermedad, por lo cual, no determinan la capacidad patogénica del microorganismo (Lutz *et al.*, 2024, Gabriel *et al.* 2025, Gabriel *et al.*, 2026). Las toxinas de este grupo más conocidas y estudiadas son la tabtoxina, faseolotoxina, fusicoccina, tentoxina, cercosporina y ácido oxálico (Tabla 2.1).

Tabla 2.1.

Modo de acción de las toxinas.

Toxina	Patógeno	Acción
Faseolotoxina	<i>Pseudomonas syringae</i> pv. <i>Phaseolicola</i>	• Inhibe la formación de arginina. • Interfiere con el ciclo de la urea al inhibir la formación de arginina. • Interfiere en la actividad de la enzima ornitina tranascarbamilasa.
Tabtoxina	<i>Pseudomonas syringae</i> pv. <i>Tabaco</i>	• Inhibe la asimilación de N - inorgánico. • Inhibe la formación de glutamina. • Interfiere la actividad de la enzima glutamina sintetasa.
Tentoxina	<i>Alternaria alternata</i>	• Inhibe la síntesis de proteínas y ARN en el cloroplasto. • Interfiere en la fosforilación oxidativa inhibiendo la ATP - asa (enzima).
Fusicoccina	<i>Fusicoccum amygdali</i>	• Interfiere con los mecanismos de transpiración (apertura y cierre de estomas).
Toxina T	<i>Helminthosporium maydis</i> raza T	• Interfiere con la fosforilación oxidativa en mitocondrias.
Acido oxálico	<i>Mycena Citricolor</i>	• Destruye las paredes celulares de los folíolos del café, causando necrosis y destrucción de tejidos.

Otras toxinas son ácido fumárico producido por *Rhizopus* spp.; ácido oxálico producido por *Sclerotium* spp. y *Mycena citricolor*, *Sclerotinia* spp. y *Botrytis cinerea*; ácido alternárico, alternariol y zinniol producidos por *Alternaria* spp.; opiobolinas producidas por *Cochliobolus* spp.; piricularina producida por *Pyricularia grisea*; ácido fusárico y licomarasmina producido por *Fusarium oxysporum*; siringomicina y siringotoxin producidas por *Pseudomonas syringae* pv. *syringae* y taxtominas producidas por *Streptomyces* spp.

En la patogénesis las toxinas tiene al menos seis formas de acción: **i.** Contra-atacando o neutralizando la iniciación o mantenimiento de los mecanismos de resistencia del hospedante. Por ejemplo la Phaseolotoxina, inhibe la acción de las fitoalexinas, **ii.** Dañando las células del hospedante, las cuales entonces liberan nutrientes para el crecimiento del patógeno, **iii.** Causando la liberación de enzimas degradativas contenidas en los organelos del hospedante. **iv.** Proveyendo un medio microambiente conductivo, para el patógeno por ejemplo pH, potencial del agua, potencial redox, etc. Por ejemplo Victoria, sintetizada por *Helminthosporium*

victoriae y, AM toxina, sintetizada por *Alternaria mali*. Ambas toxinas actúan en el momento en que germinan las esporas, *v*. Facilitando el movimiento del patógeno a través de la planta y *vi*. Acelerando la senescencia del hospedante (Lutz *et al.*, 2024).

Las toxinas también son inductoras de marchitamiento, que son un tipo de sustancias, las cuales no se sabe dónde ubicarlas. Aparentemente estas sustancias influyen con un bloqueo físico. Los marchitamientos son causados por patógenos que se ubican en los vasos xilémicos. Por ejemplo *Fusarium oxysporum*, *Verticillium* y *Ceratocysti*; y las bacterias *Pseudomonas*, *Corynebacterium*, *Erwinia* (Lutz *et al.*, 2024).

Factores críticos que deben ser explicados

i) Marchitamiento unilateral de hojas en el tallo, *ii*) Recuperación temporal de la planta marchita en la noche (principalmente en etapas tempranas del marchitamiento), *iii*) La necrosis de los tejidos del hospedante, generalmente sigue a la pérdida de turgencia, *iv*) El marchitamiento generalmente se inicia en la base y se mueve hacia arriba, *v*) Cuando hojas marchitas son removidas de la planta y puestos en agua, estos frecuentemente se recobren y *vi*) Solamente angiospermas son afectadas por marchitamientos vasculares.

Posibles mecanismos de marchitamiento

- Disminución de la absorción de agua por las raíces.
- Incremento en la transpiración debido al mal funcionamiento de los estomas y a un incremento en la permeabilidad de las células de la hoja.
- Disminución en el transporte de agua a través del xilema.

Posibles causas de la interferencia con el flujo de agua

- Colapso de vasos.
- Tilosas.
- El patógeno y estructura de propagación.
- Incremento en la viscosidad del flujo traqueal.
- Taponamiento mediante compuestos de alto peso molecular: *i*. Polimerización de compuestos melanoides (compuestos o pigmentos), *ii*. Gomas y geles, *iii*. Pectinas y productos de la degradación de paredes celulares, *iv*. Formación de polisacáridos por patógenos vasculares, y *v*. Embolismo, que es la obstrucción de vasos por burbujas de aire.

Reguladores de crecimiento y desbalances en plantas enfermas

Los reguladores de crecimiento (RC) utilizados como mecanismo de ataque de ciertos patógenos comprenden auxinas, giberelinas, citoquininas, ácido abscísico y etileno, todos análogos hormonales a los producidos por las plantas. El estudio de estos compuestos es limitado; sin embargo, hongos, virus y bacterias con y sin pared, han sido reportados como causales de enfermedad por la producción de estos compuestos (Lutz *et al.*, 2024).

Los RC actúan a concentraciones muy bajas, e incluso pequeñas variaciones en su concentración normal pueden desencadenar en las plantas modelos de crecimientos notablemente distintos. La concentración de un determinado RC en una planta no es constante, sino que normalmente aumenta con rapidez hasta un punto máximo a partir del cual disminuye rápidamente debido a la acción de los sistemas inhibitorios hormonales que se encuentran en la planta. Es muy probable que los RC actúen, al menos en algunos casos, promoviendo la síntesis de moléculas de ARN mensajero (ARNm) que inducen la síntesis de enzimas específicas y que, por lo tanto, controlan la bioquímica y fisiología de la planta (Agrios, 2010).

Es evidente que cualquiera que sea el mecanismo de acción de esas hormonas, el patógeno ocasiona con frecuencia un desequilibrio en el sistema hormonal de la planta y desencadena respuestas anormales de crecimiento que son incompatibles con su desarrollo normal. El hecho de que los patógenos produzcan enfermedades mediante la secreción de RC en la planta infectada o mediante los efectos que producen sobre los sistemas RC de ella, demuestra la gran variedad de respuestas anormales que ocasionan en el desarrollo de la planta, tales como enanismo, crecimiento excesivo, desarrollo en forma de flor, formación excesiva de raíces, deformación del tallo, epinastia de las hojas, defoliación inhibición del crecimiento de las yemas, etc. En la Tabla 2.2, Se observa los principales RC vinculados a las enfermedades de plantas (Agrios, 2010, Lutz *et al.*, 2024).

Tabla 2.2.

Principales RC vinculados a enfermedades en plantas.

RC	Características	Ejemplos
Auxinas	Participan en el alargamiento y la diferenciación celular.	Tizón tardío de la papa (<i>Phytophthora infestans</i>), Marchitez del plátano (<i>Fusarium oxysporum</i> f. <i>cubense</i>) el agallamiento de la raíz por nematodos (<i>Meloidogyne</i> sp.)
Ácido 3 indolacético, IAA	Afectan la permeabilidad de las membranas. Aumentan la respiración de los tejidos. Promueven la síntesis de ARN mensajero y por consiguiente de proteínas /enzimas.	Hernia de las coles (<i>Plasmodiophora brassicae</i>) Agalla de la corona (<i>Agrobacterium tumefaciens</i>) Agallas en el maíz dulce (<i>Ustilago maydis</i>) Roya del manzano (<i>Gymnosporangium juniperi-virginianae</i>)
Citoquininas (Cinetina, zeatina e isopentenil adenosina)	Participan en el crecimiento y diferenciación celular. Inhiben la descomposición de proteínas y ácidos nucleicos, inhibiendo la senescencia. Evitan la represión génica y reactivan los genes.	Aumentan en agalla corona (<i>A. tumefaciens</i>) Disminuyen en plantas de algodón por <i>Verticillium</i> . Tizón de la avena por <i>Cochiliobolus victoriae</i> , incrementan la cantidad de toxina HV
Etileno	Produce clorosis, abscisión de hojas, epinastia, formación de raíces adventicias y maduración de frutos. Aumenta la permeabilidad de membranas. Induce formación de fitoalexinas. Activa la Síntesis de enzimas.	<i>Ralstonia solanacearum</i> en infecciones en banana.
Ácido abscísico	Con varias funciones hormonales y de inhibición. Inhibe el crecimiento. Produce plantas achaparradas	Virus mosaico del tabaco (TMV) en diversos hospedantes. Marchitez del tomate por <i>Verticillium</i>

Fuente: Lutz *et al.* (2024).

Polisacáridos

Es uno de los compuestos menos estudiados y conocidos. Los hongos, bacterias, nematodos y posiblemente otros patógenos liberan constantemente cantidades variables de sustancias mucilaginosas (polisacáridos) que recubren sus estructuras y les proporcionan la interfaz entre su superficie externa y el entorno (Balendres *et al.*, 2016, Castro-Moretti *et al.*, 2020). La función de los mucopolisacáridos en las enfermedades de las plantas al parecer se limita principalmente a los marchitamientos ocasionados por ciertos patógenos que invaden el sistema vascular de las plantas. En los marchitamientos vasculares, las grandes moléculas de polisacáridos que liberan los patógenos en el xilema de las plantas son suficientes para ocasionar una obstrucción mecánica de los haces vasculares, lo cual propicia el marchitamiento (Agrios 2010, Lutz *et al.*, 2024).

Referencias

- Agrios, G.N. (2010). Fitopatología. 2ª ed., Limusa, México D.F., México. 838 p.
https://lienzos.uv.mx/Uploads/resources/FITOPATOLOGIA---George-N-Agrios-1-200_a68e.pdf
- Alberts, B., Johnson, A., Lewis, J., Raff, M., Roberts, K., & Walter, P. (2002). Molecular Biology of the Cell, 4th edition. Garland Science, New York, United State.
<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK21054/>
- Balendres, M.A., Nichols, D., Tegg, R.S., & Wilson, C.R. (2016). Metabolomes of potato root exudates: Compounds that stimulate resting spore germination of the soil-borne pathogen *Spongospora subterranea*. *Journal Agricultural and Food Chemistry*, 64(40), 7466-7474.
<https://doi.org/10.1021/acs.jafc.6b03904>
- Castro-Moretti, F.R., Gentzel, I.N., Mackey, D., & Alonso, A.P. (2020). Metabolomics as an Emerging Tool for the Study of Plant–Pathogen Interactions. *Metabolites*, 10(2), 52.
<https://doi.org/10.3390/metabo10020052>
- Collmer, A., & Keen, N. T. (1986). The role of pectic enzymes in plant pathogenesis. *Annu. Rev. Phytopathol*, 24, 383-409. <https://doi.org/10.1146/annurev.py.24.090186.002123>
- Gabriel, J., Indacochea, B., Ayón, F., Valverde, A., Máximo, V., Castro, C., & Manobanda, M. (2017). Principios básicos de la resistencia genética a patógenos, plagas y factores abióticos. Grupo COMPAS, Universidad Estatal del Sur de Manabí, Jipijapa, Ecuador. 116 p.
https://www.researchgate.net/publication/315718234_Principios_basicos_de_la_resistencia_genetica_a_patogenos_plagas_y_factores_abioticos
- Gabriel, J., Holguín, B., Marcillo, K., Burgos, G., & Morán, J. (2025). Ácido oxálico: toxina para seleccionar cultivares resistentes al ojo de gallo del cafeto [*Mycena citricolor* (Berk. & M.A.Curtis) Sacc.]. *Agrosilvicultura y Medioambiente*, 3(2) (aprobado para publicación).
- Gabriel, J., Macías, A., Salvatierra, J., Burgos, G., & Morán, J. (2026). Uso del ácido oxálico para seleccionar genotipos resistentes al ojo de gallo del cafeto [*Mycena citricolor* (Berk. & M.A.Curtis) Sacc.]. *Revista UNESUM Ciencia*, 10(1) (aprobado para publicación)

- Klahs, P.C., McMurchie, E.K., Nikkel, J.J., & Clark, L.G. (2023). A maceration technique for soft plant tissue without hazardous chemicals. *Appl Plant Sci.*, 11(5):e11543. <https://doi.org/10.1002/aps3.11543>.
- Lutz, M. C., Pizzuolo, P. H., & Simón, M. R. (2024). Capítulo X. Fisiología y parasitismo in Sosa, M.C., Fitopatología general, Asociación Argentina de Fitopatólogos, Buenos Aires, Argentina. <https://aafitopatologos.com.ar/wp-content/uploads/2025/08/FITOPATOLOGIA-GENERAL-3-1.pdf>
- Rao, D.V., & Tewari, J.P. (1987). Production of Oxalic Acid by *Mycena citricolor*, Causal Agent of the American Leaf Spot of Coffee. *Physiology and Biochemistry*, 77(8), 780-785. <https://doi.org/10.1094/Phyto-77-780>.
- Srivastava, S., Chandrapati, A., Gupta, A. Rana, M., Karnwal, A., Komala, K., Katyayani, S., Reddy, R., Kaushik, D., Bhattacharjee, S., & Kumar, R. (2024). Toxins in plant pathogenesis: Understanding the role of toxins in host–pathogen interaction. *Journal of Applied Biology & Biotechnology*, 12(4), 47-61. <https://doi.org/10.7324/JABB.2024.156511>
- Yadav, S., Yadav P. K., Yadav D., & Yadav K. D. S. (2009). Pectin lyase: a review. *Process Biochemistry*, 44: 1–10. <https://doi.org/10.1186/s40643-021-00432-z>

Control ecológico de plagas en cultivos hortícolas

Capítulo III.

Cómo se defienden las plantas

Resumen

Las especies vegetales se ven afectadas por centenar de diferentes tipos de hongos, bacterias, micoplasmas, virus, nematodos, insectos-plaga, etc. Con frecuencia, una sola planta es atacada por cientos o miles de patógenos y, en el caso de las manchas foliares de árboles grandes, probablemente por cientos de miles de individuos de una misma clase de patógenos. Sin embargo, aun cuando las plantas puedan sufrir daños considerables o de poca importancia, muchas de ellas sobreviven a los ataques y con frecuencia continúan su desarrollo normal y llegan a producir buenos rendimientos. En general, las plantas contrarrestan el ataque de los patógenos ya sea mediante características estructurales que actúan como barreras físicas e impiden que el patógeno penetre y se propague en ellas, o por medio de reacciones bioquímicas que tienen lugar en sus células y tejidos, las cuales producen sustancias tóxicas para el patógeno o crean condiciones que inhiben su desarrollo. La combinación de las características estructurales y reacciones bioquímicas que utilizan las plantas para defenderse de los patógenos difieren en las distintas interacciones hospedante-patógeno.

Palabras clave: daños, barreras físicas, reacciones bioquímicas, sustancias tóxicas, interacción hospedante-patógeno.

Abstract

Plant species are affected by hundreds of different types of fungi, bacteria, mycoplasmas, viruses, nematodes, insect pests, and so on. Often, a single plant is attacked by hundreds or thousands of pathogens, and in the case of leaf spots on large trees, probably by hundreds of thousands of individuals of the same pathogen class. However, even when plants suffer considerable or minor damage, many survive the attacks and frequently continue their normal development, even producing good yields. In general, plants counteract pathogen attacks either through structural features that act as physical barriers, preventing the pathogen from penetrating and spreading, or through biochemical reactions that take place in their cells and tissues. These reactions produce substances toxic to the pathogen or create conditions that inhibit its development. The combination of structural features and biochemical reactions that plants use to defend themselves against pathogens differs in different host-pathogen interactions.

Keywords: damage, physical barriers, biochemical reactions, toxic substances, host-pathogen interaction.

Introducción

Cada una de las especies vegetales se ve afectada por centenar de diferentes tipos de hongos, bacterias, micoplasmas, virus, nematodos, etc. Con frecuencia, una sola planta es atacada por cientos o miles de patógenos y, en el caso de las manchas foliares de árboles grandes, probablemente por cientos de miles de individuos de una misma clase de patógenos (Madriz Ordeñana, 2002). Sin embargo, aun cuando las plantas puedan sufrir daños considerables o de poca importancia, muchas de ellas sobreviven a los ataques y con frecuencia continúan su desarrollo normal y llegan a producir buenos rendimientos (Agrios, 2010).

En general, las plantas contrarrestan el ataque de los patógenos ya sea mediante características estructurales que actúan como barreras físicas e impiden que el patógeno penetre y se propague en ellas, o por medio de reacciones bioquímicas que tienen lugar en sus células y tejidos (Antonelli, 1998), las cuales producen sustancias tóxicas para el patógeno o crean condiciones que inhiben su desarrollo (Lutz *et al.*, 2024).

La combinación de las características estructurales y reacciones bioquímicas que utilizan las plantas para defenderse de los patógenos difieren en las distintas interacciones hospedante-patógeno (De Wit, 2007). Además, incluso al tratarse del mismo hospedante y patógeno, las combinaciones varían con la edad de la planta, el tipo de órganos y tejidos de ésta al ser atacados y el estado nutricional de la planta así como las condiciones climáticas (Lutz *et al.*, 2024).

Los resultados de numerosos estudios sobre los mecanismos de resistencia de las plantas demuestran que éstas son capaces de defenderse del ataque de agentes infecciosos, sea en un modo pasivo o activo.

Mecanismos de defensa pasivos

Estos mecanismos, conocidos también como preexistentes, incluyen todos aquellos atributos o factores que se encuentran presentes en la planta antes de ponerse en contacto con algún microorganismo parásito. Entre estos mecanismos se pueden distinguir aquellos de naturaleza estructural o morfológica, y los de naturaleza química (Agrios, 2010).

Mecanismos estructurales preexistentes

Estas estructuras son parte de las plantas, que limitan o impiden la penetración de los patógenos. En algunos casos, son características que les permiten a los vegetales evitar el contacto íntimo con el patógeno (vinculadas a su maduración y desarrollo). Por ejemplo, en el mal de los almácigos (*dumping off*) los vegetales son susceptibles sólo en su estado de plántula

al ataque de *Rhizoctonia solani*, *Pythium* spp., *Thielaviopsis basicola*, entre otros (Jian *et al.*, 2024). Mientras, algunos órganos vegetales suelen ser afectados durante su etapa de plena madurez, como los frutos susceptibles a patógenos como *Botrytis cinerea* o *Rhizopus stolonifer*, entre otros. En ocasiones, las plantas facilitan el escape a las enfermedades, como ocurre en los cultivares o especies cleistógamas de algunas gramíneas. Ellas mantienen sus flores cerradas en el momento de la fecundación e impiden la entrada de *Claviceps purpurea* responsable del cornezuelo del centeno (Miedaner & Geiger, 2015).

Resistencia física a la penetración

Las partes infectivas de los patógenos al llegar al hospedante deben germinar o brotar, para poder luego penetrar en los tejidos y continuar con su ciclo de vida. Este proceso debe ser cumplido en breve de tiempo, dado que los propágulos (inóculo) se encuentran sujetos a la acción de factores ambientales desfavorables como, baja humedad relativa, viento, temperatura desfavorable, luz ultravioleta, escasez de nutrientes, etc. (Lutz *et al.*, 2024).

La primera barrera física con la cual se encuentran los propágulos son los pelos y tricomas de los órganos vegetales. Estos pueden impedir que el inóculo alcance el sitio de ingreso, y le expone al rigor de las condiciones ambientales. Por ejemplo, las hojas jóvenes de la vid se comportan como inmunes a la peronóspora del mildiú (*Plasmopara viticola*), sus zoosporas quedan confinadas en las gotas de agua que se encuentran suspendidas en las pilosidades, impidiendo su llegada a los estomas (Jian *et al.*, 2024).

La cutícula juega un rol importante por su hidrofobicidad, característica asociada a la naturaleza química de sus componentes y a las microrugosidades de su superficie externa. Ambas características impiden que las gotas de agua mojen al órgano y hacen que resbalen fácilmente, sin formarse el continuo acuoso que muchos microorganismos necesitan para penetrar (Jian *et al.*, 2024). El espesor de la cutícula puede también ser importante, por ejemplo, al limitar la inserción de los haustorios en los oídios o impedir en el caso de *Puccinia graminis* f.sp. *tritici* responsable de la roya del tallo del trigo, la penetración en las hojas de su hospedero alternante *Berberis thumbergii*.

Las aberturas naturales como estomas, hidátodos, lenticelas y nectarios pueden tener formas o estructuras que limitan la penetración de algunos patógenos. En otras ocasiones, la falta de desarrollo de los estomas y su cierre, limitan el ingreso de los patógenos. En el caso de las lenticelas, la rapidez con la cual éstas se suberifican pueden afectar el ingreso de *Streptomyces scabies* en tubérculos de papa (Ismail *et al.*, 2020).

La epidermis puede impedir tanto el ingreso de algunos patógenos como la salida de sus fructificaciones en etapas posteriores de la patogénesis. Se menciona que el ácido silícico que puede encontrarse cristalizado en las células epidérmicas de plantas de arroz aumenta la resistencia a la penetración de *Helmintosporium* sp. (Hayasaka *et al.*, 2008).

Resistencia a la invasión

A pesar de que el patógeno puede haber penetrado inicialmente en los tejidos, éstos pueden ser luego mecánicamente resistentes a la invasión. En este mecanismo, además de verse involucradas características morfológicas del tejido se tienen en cuenta características químicas (Jian *et al.*, 2024).

El número y tamaño de las células puede ser un factor que influya sobre la colonización de los tejidos.

La lignificación de los tejidos suele ser un mecanismo útil para detener a los patógenos que no cuentan con las enzimas para degradar esas sustancias. En las gramíneas las invasiones de los patógenos suelen quedar restringidas entre los cordones de esclerénquima, observándose en consecuencia, lesiones alargadas. Algo similar ocurre en infecciones de *Septoria apii* a pecíolos de apio.

Mecanismos de defensa químicos preexistentes

En este grupo pueden incluirse tanto sustancias cuya presencia es esencial para la vida o la inducción del ataque parasitario, como aquellas cuya presencia resulta tóxica para los patógenos. Algunos de los compuestos son metabolitos secundarios de bajo peso molecular llamados fitoanticipinas.

La ausencia de factores esenciales para el desarrollo de los patógenos ha sido observada en distintas combinaciones planta-patógeno. Muchas de las enfermedades causadas por bacterias como *Xanthomonas campestris* necesitan de una multiplicación previa del microorganismo. Para ello necesitan sustancias nutritivas provenientes de la planta.

El contenido de hidratos de carbono en el hospedante puede ser un importante mecanismo de defensa, tanto por una escasa concentración como elevada, dependiendo del patógeno. Patógenos que tienen como principal arma de patogénesis a las enzimas pectolíticas suelen tener dificultades para colonizar tejidos con altos niveles de azúcares. Las hojas de papa se hacen más susceptibles a *Phytophthora infestans* a medida que disminuye la acumulación de hidratos de carbono en la parte aérea.

La presencia de alcaloides en muchas plantas suele impedir el establecimiento de patógenos como es el caso de *Phymatotrichum omnivorum*. Especies no susceptibles a este hongo suelen presentar altas concentraciones de alcaloides en las raíces. Los sulfuros volátiles suelen asociarse a la resistencia a enfermedades como sucede en cebollas ricas en sulfuro de alilo. Concentraciones elevadas de este sulfuro disminuyen la susceptibilidad de la cebolla a *Botrytis alli*.

La presencia de diversos glucósidos es también un factor de resistencia que puede considerarse pasiva o activa según si su formación es inducida o no por la presencia del patógeno. Los compuestos producidos por la hidrólisis de los glucósidos son los activos contra los patógenos. Por ejemplo, los glucósidos cianogenéticos que liberan ácido cianhídrico al hidrolizarse. Otros presentan en su composición radicales isotiocianatos ($R-N=C=S-$) con actividad antifúngica, como en el caso de crucíferas del género *Brassica*.

La presencia de fenoles libres suele ser también un factor importante de resistencia, como el ácido protocatéquico, asociado a la resistencia de cebolla a *Botrytis alli* y *Colletotrichum circinans*. Esta sustancia se relaciona al color de las catáfilas externas (Al-Khayri *et al.*, 2023). Las cebollas blancas con una menor concentración son más susceptibles a los patógenos antes mencionados. El ácido clorogénico está ligado a la resistencia de la papa a *Streptomyces scabiei* y *Verticillium dahliae*.

En los últimos años se ha asociado la presencia de un número importante de proteínas constitutivas a la defensa de las plantas. Estas podrían considerarse como un mecanismo de defensa pasivo. Extractos obtenidos de semillas y de órganos ricos en sustancias de reserva frecuentemente han demostrado poseer compuestos que inhiben el crecimiento de microorganismos (Shobade *et al.*, 2025).

Existe en la actualidad un interés considerable en estas proteínas de defensa, debido a que muchas de ellas han sido secuenciadas; posteriormente se han aislado los genes que las codifican (Shobade *et al.*, 2025). Esto les brinda la oportunidad a los genetistas de crear plantas transgénicas capaces de expresar dichas proteínas, mejorando de este modo la resistencia de las plantas al ataque tanto de patógenos como de insectos.

Mecanismos de defensa activa

Reconocimiento patógeno-hospedante y resistencia inducida

Las plantas están habitualmente expuestas a una serie de microorganismos patogénicos; sin embargo, han desarrollado un conjunto de defensas estructurales y químicas para detectarlos

y evitar daños de importancia. Como ya se describió, estas defensas generales constitutivas están presentes naturalmente en las plantas (Shobade *et al.*, 2025).

Sin embargo, cuando estas barreras estructurales preformadas constitutivas (resistencia pasiva) fallan en impedir la invasión de un patógeno, pueden aparecer mecanismos activos, también conocidos como de resistencia inducida, que se activan como respuesta a la infección del patógeno (Shobade *et al.*, 2025). Esta diferencia de mecanismos estaría dada por el alto costo que representa para la planta, tener activados todos sus sistemas de defensa. Además, frente a cada patógeno, la planta puede desplegar respuestas específicas, que no necesariamente la protegen frente a otro.

Los mecanismos activos son disparados por el reconocimiento de patrones moleculares asociados a los patógenos (PAMPs) que incluyen entre otros a polisacáridos como la quitina (componente de la pared celular de hongos) y proteínas específicas como la flagelina (proteína fundamental de los flagelos bacterianos). Estos PAMPs son reconocidos por receptores ubicados en las membranas celulares, que se denominan proteínas de reconocimiento de patrones (PRP), originándose una reacción de defensa denominada inmunidad asociada a patrones de reconocimiento de patógenos (PTI) (Newman *et al.*, 2013).

Las señales inductoras, comúnmente denominadas elicitores, provocan el incremento del flujo de iones a través de la membrana plasmática, estimulan la síntesis, modificación de proteínas y de especies reactivas del oxígeno, y activan o desactivan cambios transcripcionales en determinados genes. Actualmente, se consideran elicitores a las moléculas o sustancias producidas tanto por el patógeno (exógeno) como por la planta hospedante (endógeno) que provocan respuesta de defensa (Zehra *et al.*, 2021). Los elicitores no provocan directamente una modificación en la expresión de los genes mencionados, sino que actúan de manera indirecta a través de diferentes vías de señalización, mediadas por hormonas, metil-jasmonato, etileno y ácido salicílico que amplifican las respuestas en el hospedador (Zehra *et al.*, 2021, Gabriel *et al.*, 2022).

Co-evolutivamente algunos microorganismos se adaptaron y sortearon las PTI mediante la supresión de la cascada de reacciones desencadenadas por el reconocimiento de PAMPs (Nguyen *et al.*, 2021). Para ello, desarrollaron un complejo grupo de moléculas que entran en interacción con las moléculas vegetales, que son efectores que generan susceptibilidad mediada por efectores (ETS), de manera que la enfermedad avanza (Nguyen *et al.*, 2021). En otros casos, estos efectores son reconocidos por proteínas de resistencia del hospedante,

generando una respuesta de inmunidad secundaria asociada al efector llamada ETI que resulta en resistencia y usualmente en reacción hipersensible. La respuesta hipersensible (HR) conduce al suicidio programado de células en los sitios de infección y produce necrosis para limitar el acceso de los patógenos a nutrientes y agua. Se da inicio, de esta manera, al modelo actual del sistema inmune de las plantas, que se conoce como modelo del zigzag (Nguyen *et al.*, 2021).

Mecanismos de defensa inducidos

Una vez que el patógeno es reconocido, se activan una serie de mecanismos de defensa mediante una sucesión de señales. La reacción de defensa también se puede activar por factores abióticos, sustancias químicas o por la luz ultravioleta, que provocan heridas y daño físico en los tejidos (Lutz *et al.*, 2024). Las enzimas hidrolíticas producidas en la defensa, liberan componentes de la pared celular que inducen la activación de la defensa en otros tejidos. Los mecanismos de defensa incluyen la reacción hipersensible que condiciona la muerte celular programada, la acumulación de enzimas hidrolíticas, la deposición de lignina, suberina y proteínas ricas en hidroxiprolinas relacionadas con la patogénesis (Kau *et al.*, 2022, Lutz *et al.*, 2024).

Referencias

- Al-Khayri, J.M., Rashmi, R., Toppo, V., Chole, P.B., Banadka, A., Sudheer, W.N., Nagella, P., Shehata, W.F., Al-Mssallem, M.Q., Alessa, F.M., Almaghasla, M.I., & Rezk, A.A. (2023). Plant Secondary Metabolites: The Weapons for Biotic Stress Management. *Metabolites*, 13(6), 716. doi: 10.3390/metabo13060716.
- Antonelli, E.F. (1998). Respuestas de las plantas a la acción de los organismos fitopatógenos. *Revista de la Facultad de Agronomía*, 1(1), 63-72.
- De Wit, P.J.G.M. (2007). How plants recognize pathogens and defend themselves. *Cell. Mol. Life Sci.*, 64, 2726–2732.
- Gabriel, J., Chonillo, P., Narváez, W., Fuentes, T., & Ayón, F. (2022). Evaluation of four biostimulants for the induction of systemic resistance in cucumber (*Cucumis sativus* L.) and tomato (*Solanum lycopersicum* Mill.) in monoculture and associated greenhouse cultivation. *Journal Selva Andina Research Society*, 13(2), 69-79. <https://doi.org/10.36610/j.jsars.2022.130200069>

- Hayasaka, T., Fujii, H., & Ishiguro, K. (2008). The role of silicon in preventing appressorial penetration by the rice blast fungus. *Phytopathology*, 98(9):1038-44. doi: 10.1094/PHYTO-98-9-1038.
- Ismail, S., Jiang, B., Nasimi, Z., Inam-Ul-Haq, M., Yamamoto, N., Danso Ofori, A., Khan, N., Arshad, M., Abbas, K., & Zheng, A. (2020) Investigation of *Streptomyces scabies* causing potato scab by various detection techniques, Its Pathogenicity and Determination of Host-Disease Resistance in Potato Germplasm. *Pathogens*, 9(9):760. doi: 10.3390/pathogens9090760.
- Jian, Y., Gong, D., Wang, Z., Liu, L., He, J., Han, X., & Tsuda, K. (2024). How plants manage pathogen infection. *EMBO Rep.*, 25(1):31-44. doi: 10.1038/s44319-023-00023-3.
- Kaur, S., Samota, M.K., Choudhary, M., Choudhary, M., Pandey, A.K., Sharma, A., & Thakur J. (2022). How do plants defend themselves against pathogens-Biochemical mechanisms and genetic interventions? *Physiol Mol Biol Plants*, 28(2):485-504. doi: 10.1007/s12298-022-01146-y.
- Lutz, M. C., Pizzuolo, P. H., & Simón, M. R. (2024). Capítulo X. Fisiología y parasitismo in Sosa, M.C., Fitopatología general, Asociación Argentina de Fitopatólogos, Buenos Aires, Argentina. <https://aafitopatologos.com.ar/wp-content/uploads/2025/08/FITOPATOLOGIA-GENERAL-3-1.pdf>
- Madriz Ordeñana, K. (2002). Mecanismos de defensa en las interacciones planta-patógeno. *Manejo Integrado de Plagas*, 63: 22-32.
- Miedaner, T, & Geiger, H.H. (2015). Biology, genetics, and management of ergot (*Claviceps* spp.) in rye, sorghum, and pearl millet. *Toxins*, 7(3):659-78. doi: 10.3390/toxins7030659.
- Newman, M.A., Sundelin, T., Nielsen, J.T., & Erbs, G. (2013). MAMP (microbe-associated molecular pattern) triggered immunity in plants. *Front Plant Sci.*, 16;4:139. doi: 10.3389/fpls.2013.00139.
- Nguyen, Q.-M., Iswanto, A. B. B., Son, G. H., & Kim, S. H. (2021). Recent Advances in Effector-Triggered Immunity in Plants: New Pieces in the Puzzle Create a Different Paradigm. *International Journal of Molecular Sciences*, 22(9), 4709. <https://doi.org/10.3390/ijms22094709>
- Shobade, S.O., Nilsen-Hamilton, M., & Zabolina, O.A. (2025). Plant Defense Proteins: Recent Discoveries and Applications. *Plants*, 14(13):2069. doi: 10.3390/plants14132069.

Zehra, A., Raytekar, N.A., Meena, M., & Swapnil, P. (2021). Efficiency of microbial bio - agents as elicitors in plant defense mechanism under biotic stress: A review. *Current Research in Microbial Sciences*, 2, 100054. <https://doi.org/10.1016/j.crmicr.2021.100054>

Control ecológico de plagas en cultivos hortícolas

Capítulo IV.

Uso de fungicidas químicos para el control de patógenos

Resumen

Los fungicidas son sustancias químicas de origen natural o sintético que aplicados a las plantas, las protegen de la penetración y/o posterior desarrollo de hongos patógenos en sus tejidos. Sin embargo, una sustancia química para ser fungicida no necesariamente debe matar al hongo; algunas inhiben el crecimiento micelial o su esporulación, éstas son llamadas sustancias fungistáticas y antiesporulantes, respectivamente. La acción fungicida, generalmente se expresa en una de dos maneras físicamente visibles: la inhibición de la germinación de esporas o la inhibición del crecimiento general de los hongos. El control químico o quimioterapia constituye una herramienta muy útil que debe formar parte de una estrategia definida del manejo integrado de enfermedades (MIE). Desde el punto de vista epidemiológico, el uso de fungicidas puede reducir el inóculo inicial (ej. Tratamiento de semillas) y/o disminuir la tasa de infección aparente (ej. aplicación foliar). Esta técnica debe ser usada racionalmente, mediante un criterio científico, para poder asegurar el retorno económico de la aplicación y evitar contaminaciones ambientales innecesarias.

Palabras clave: contaminación ambiental, efectos en la salud, retorno económico, sustancias fungistáticas, fungitóxicas, inhibición de la germinación.

Abstract

Fungicides are chemical substances of natural or synthetic origin that, when applied to plants, protect them from the penetration and/or subsequent development of pathogenic fungi in their tissues. However, for a chemical substance to be a fungicide, it does not necessarily have to kill the fungus; some inhibit mycelial growth or sporulation, and these are called fungistatic and antisporeulant substances, respectively. Fungicidal action is generally expressed in one of two physically visible ways: the inhibition of spore germination or the inhibition of overall fungal growth. Chemical control, or chemotherapy, is a very useful tool that should be part of a defined integrated disease management (IDM) strategy. From an epidemiological point of view, the use of fungicides can reduce the initial inoculum (e.g., seed treatment) and/or decrease the apparent infection rate (e.g., foliar application). This technique should be used rationally, based on scientific criteria, to ensure the economic return on investment and avoid unnecessary environmental contamination.

Keywords: environmental pollution, health effects, economic return, fungistatic substances, fungitoxic substances, germination inhibition.

Introducción

Los fungicidas (del latín, *fungus* = hongo + *cida*= matar) son sustancias químicas de origen natural o sintético que aplicados a las plantas, las protegen de la penetración y/o posterior desarrollo de hongos patógenos en sus tejidos (Deresa & Diriba, 2023). Este término también está ampliamente difundido en la literatura internacional para denominar a los principios activos que matan oomycetes, sin embargo, lo correcto sería denominarlos oomyceticidas (Carmona *et al.*, 2017, Carmona y Sautua, 2024).

Por otro lado, una sustancia química para ser fungicida no necesariamente debe matar al hongo; algunas inhiben el crecimiento micelial o su esporulación, éstas son llamadas sustancias fungistáticas y antiesporulantes (El-Baky *et al.*, 2021). La acción fungicida, generalmente se expresa en una de dos maneras físicamente visibles: *i.* La inhibición de la germinación de esporas o la *ii.* Inhibición del crecimiento general de los hongos (Carmona & Sautua, 2024).

El control químico o quimioterapia constituye una herramienta muy útil que debe formar parte de una estrategia definida del manejo integrado de enfermedades (MIE). Desde el punto de vista epidemiológico, el uso de fungicidas puede reducir el inóculo inicial (ej. Tratamiento de semillas) y/o disminuir la tasa de infección aparente (ej. aplicación foliar). Esta técnica debe ser usada racionalmente, mediante un criterio científico, para poder asegurar el retorno económico de la aplicación y evitar contaminaciones ambientales innecesarias.

Control químico foliar

Cuando el nivel de resistencia genética del hospedante no fuera suficiente para evitar pérdidas económicas causadas por las enfermedades, o bien el tratamiento de semillas y las demás prácticas culturales no reduzcan o eliminen el inóculo de los patógenos, el control químico vía pulverización de los órganos aéreos es una medida de control eficaz y rápida. Debido a que significa un costo adicional de producción, se debe determinar cuidadosamente la necesidad de su aplicación real.

El umbral o nivel de daño económico (UDE) de una enfermedad, es una piedra fundamental del manejo MIE para lograr un control químico sustentable de las enfermedades. Si las pérdidas causadas por la enfermedad fueran menores que el costo de aplicación, el control químico ya no sería justificable (Carmona *et al.*, 1999). Si, por el contrario, no se realizó la aplicación antes de llegar al UDE, las pérdidas podrían resultar irreversibles. El UDE es el valor de intensidad de la enfermedad que causa pérdida, lo cual equivale al costo de aplicación del fungicida:

$UDE = (Cc/Pp \times Cd) \times Ec$, donde:

UDE= umbral de daño económico (% incidencia o severidad), Cc= costo del control (USD/ha), Pp= precio del producto cosechable (USD/tn), Cd= coeficiente de daño, Ec= eficiencia de control (%).

El coeficiente de daño (Cd) es obtenido experimentalmente para cada patosistema al generar la curva de daño, es decir, el rendimiento en función de la intensidad de enfermedad medida con la variable (incidencia, severidad, etc.) con la que se construirá el UDE. Idealmente, deben realizarse varios ensayos en varias localidades, varios ciclos agrícolas (al menos dos) y varios cultivares y/o variedades, para estimar con robustez un UDE que sea aplicable en variados escenarios agronómicos. Sin embargo, debido a las restricciones impuestas por la inversión económica y de recursos de investigación necesarios en general, no siempre es posible contar con un UDE para cada patosistema de cada cultivo, en cada región de producción (Carmona & Sautua, 2024).

Por otro lado, en vista de que tanto la implementación del control como la acción del fungicida demandan tiempo, para no perder eficiencia en el control químico, no se debe permitir que la intensidad de enfermedad exceda el UDE. Por lo tanto, la aplicación debe ser realizada antes de alcanzar el UDE (Carmona *et al.*, 1999), razón por la cual se recomienda tomar la decisión de aplicación cuando se alcanza el umbral de acción (UDA), cuyo valor siempre es menor al UDE. De esta manera, los fungicidas no deberían aplicarse preventiva ni tardíamente, sino sólo cuando los valores de una determinada enfermedad alcancen el UDA (Deresa & Diriba, 2023). Sin embargo, existen excepciones, como por ejemplo para la fusariosis de la espiga del trigo (FET), causada por *Fusarium graminearum* y *Fusarium* spp., donde por sus características epidemiológicas, el tratamiento debería ser de carácter preventivo, pero siempre basado en modelos de predicción de la enfermedad, o para el tizón tardío de la papa y el tomate, causado por *Phytophthora infestans* (Fernández- Northcote *et al.*, 1999).

Es necesario destacar que los umbrales, en general, están siempre comprendidos dentro del período crítico de generación de rendimiento del cultivo hospedante, permitiendo la integración entre los procesos fisiológicos críticos del hospedante, el fungicida y los criterios epidemiológicos de control. Los UDEs no son fijos y deben ser actualizados permanentemente en función del valor económico y susceptibilidad del hospedante, costo del fungicida, rendimiento potencial, presión de inóculo, etc. (Carmona & Sautua, 2024) De esta manera, el UDE es obtenido experimentalmente y actualizado para cada ciclo agrícola para cada

patosistema, realizando la aplicación de fungicidas dentro de la fase exponencial de las epidemias de patógenos policíclicos.

Principales ingredientes activos

Todos los fungicidas son inhibidores metabólicos, es decir, bloquean algún proceso metabólico vital de los hongos (Brent & Hollomon, 2007, Rei *et al.*, 2019). El mecanismo o modo bioquímico de acción (MoA) hace referencia a cómo la molécula fungicida ejerce su acción bioquímicamente, es decir, cual es el lugar, enzima o ruta metabólica específica dentro de la célula fúngica donde actúa.

La clasificación de mecanismos o modos bioquímicos de acción más completa, difundida y mundialmente aceptada es la del FRAC (Fungicide Resistance Action Committee). En primer lugar, se distinguen dos grandes grupos: los fungicidas con un sitio de acción específico (unisitios) y los fungicidas con múltiples sitios de acción (multisitios), en referencia a si actúan en una enzima específica de una ruta metabólica específica o si actúan en múltiples sitios de acción dentro de la célula fúngica, respectivamente (Reis & Carmona, 2013, Carmona & Sautua, 2024). Los fungicidas multisitio interfieren en las funciones celulares generales, son no penetrantes (tópicos o inmóviles, permanecen en la superficie vegetal sin ingresar a los tejidos de la planta, o con una penetración mínima). En general tienden a ser de amplio espectro, y su acción es preventiva o protectora, formando una capa sobre la superficie del vegetal o del órgano (semilla, por ejemplo) que dificulta el desarrollo del hongo antes de su penetración. Por ejemplo, oxiclورو de cobre, fungicidas a base de azufre, mancozeb y clorotalonil (Carmona & Sautua, 2024).

Los fungicidas unisitio, son más recientes e incluyen a los inhibidores de la quinona externa, los inhibidores de la succinato deshidrogenasa, los inhibidores de la desmetilación, los bencimidazoles, entre otros (Avenot & Michailides, 2010).

Inhibidores de la desmetilación (IDM)

Principalmente triazoles, actúan inhibiendo la síntesis de ergosterol, lo que impacta en la formación y selectividad de la membrana plasmática. Son sistémicos y actúan principalmente como curativos (post infección, antes de la aparición de los síntomas). No actúan preventivamente debido a que no son altamente efectivos para inhibir la germinación de esporas, ya que este proceso depende de las sustancias de reservas de las mismas, que permiten la germinación sin necesidad de biosíntesis del ergosterol. Ejemplos de IDM triazoles:

ciproconazole, difenoconazole, epoxiconazole, propiconazole, tebuconazole, etc. (Carmona & Sautua, 2024).

Inhibidores de la quinona externa (IQe),

Químicamente estrobilurinas, inhiben la respiración mitocondrial al bloquear la cadena de transporte de electrones, inhibiendo el complejo III (citocromo-bc1) ubicado en la membrana mitocondrial (Arakawa *et al.*, 2018). En general, las esporas de los hongos son más sensibles a las estrobilurinas que el micelio, y es por ello que se las consideran “moléculas protectoras” inhibiendo la germinación de esporas, evitando la penetración al hospedante durante las etapas iniciales de las epidemias. Ejemplos de IQe: azoxystrobina, kresoxim-metilico, trifloxystrobina, picoxystrobina y pyraclostrobina (Bartlett *et al.*, 2002, Carmona *et al.*, 2019).

Inhibidores de la succinato deshidrogenasa (ISD)

Químicamente carboxamidas, inhiben la respiración mitocondrial al bloquear la cadena de transporte de electrones, inhibiendo el complejo II (succinato deshidrogenasa) ubicado en la membrana mitocondrial (Bouillaud, 2023). Por lo tanto, las carboxamidas poseen un MoA muy similar y en un sitio muy cercano al que actúan las estrobilurinas. Esta es la razón por la cual las carboxamidas también presentan acción protectora o preventiva, al ser más eficientes en la inhibición de la germinación de las esporas de los hongos. Ejemplos de ISD: boscalid, pentiopyrad, benzovindiflupyr, bixafen, fluxapyroxad, isopyrazam y sedaxane (Reis *et al.*, 2019, Bouillaud, 2023).

Tanto los IQe como los ISD poseen un alto riesgo de generar resistencia en los hongos cuando se usan en forma aislada (sin mezclar con i.a. de diferente MoA), repetida (sin rotación con otros i.a.) y sin respetar las dosis indicadas en las recomendaciones (dosis menores a lo recomendado) (Brent & Hollomon, 2007).

Clasificación de los fungicidas según el proceso infeccioso

En esta clasificación, los fungicidas se agrupan como preventivos, curativos y erradicantes, de acuerdo con la subfase o evento de la patogénesis afectada (Reis & Carmona, 2013).

Fungicidas preventivos o protectores

Estos fungicidas actúan sobre las esporas del hongo sobre la superficie del hospedante, antes que estas germinen. La acción principal ejercida por el fungicida es preventiva o de pre-penetración. El fungicida previene la penetración y la infección. Todos los fungicidas no

penetrantes deben considerarse preventivos o agentes protectores, los llaman también de contacto. Se describen algunos de los más conocidos:

Cúpricos

Estos fungicidas fueron los primeros en ser utilizados para el control de los mildius. Los más utilizados fueron el caldo Bórdales y recientemente los fungicidas de oxiclورو de cobre y de óxido cuproso (Tamm *et al.*, 2022). Tienen la ventaja de tener una buena tenacidad. Como desventaja tienden a retrasar el desarrollo vegetativo de la planta y por ello se recomienda su utilización después de empezada la floración (Fernández-Northcote *et al.*, 1999). Tienen acción en los esporangios y las zoosporas del patógeno en las que desnaturalizan enzimas de la cadena respiratoria (Tamm *et al.*, 2022). Para mejorar la efectividad de estos fungicidas cúpricos se ha reducido el tamaño de sus partículas y cristales, para que sean absorbidos por el follaje y se vuelvan sistémicos (Fernández-Northcote *et al.*, 1999, Tamm *et al.*, 2022).

Ditiocarbamatos

Los ditiocarbamatos son compuestos orgánicos azufrados derivados del ácido bisditiocarbámico. Sus sales vienen a ser 1,2-bisditiocarbamatos relacionado al grupo químico (metil, etil, etc.) y al metal involucrado. Los más utilizados para el control de los mildius son el zineb (etileno y zinc), maneb (etileno y manganeso), mancozeb (etileno, zinc y manganeso), metiram (etileno y zinc) y propineb (propileno y zinc). No son fitotóxicos y se pueden utilizar en cualquier etapa del desarrollo de la planta. Tienen baja tenacidad y son fácilmente lavados por la lluvia. Actúa en la germinación de los esporangios y zoosporas y en el desarrollo micelial inactivando aminoácidos o procesos bioquímicos de enzimas con grupos tioles (Dulare, 2025).

Phtalimidas

Folpet, captafol, y captan pertenecen a este grupo de fungicidas. Captafol es considerado como extremadamente peligroso (Carabias-Marínez *et al.*, 1998). Su acción fungicida y fungistática contra las estructuras fungosas es sólo en la superficie de las hojas. Afectan la movilidad de las zoosporas y su germinación.

Phtalonitrilos

En este grupo se encuentra el clorotalonil cuya diferencia con los ditiocarbamatos y phtalimidas está en su mayor tenacidad y redistribución, adhiriéndose con firmeza en la superficie del follaje y permitiendo aplicaciones a intervalos mayores que los fungicidas mencionados (Betancourt, 2019). Su acción en las células fungosas es atrapando el glutathione

libre, previniendo la reducción de la gliceroaldehído-3-fosfato dehidrogenasa y quizás otras enzimas similares (Betancourt, 2019).

Piridineaminas

Fluazinam es un fungicida perteneciente a este grupo. Se le atribuye buen potencial por su mayor tenacidad en la superficie de las hojas con relación a otros fungicidas de contacto. Su empleo en concentraciones bajas permite reducir la cantidad de fungicida aplicado por hectárea. Inhibe la germinación de esporas, la formación de apresorios, la penetración y el crecimiento de hifas, así como la esporulación. Fluazinam es un desacoplador potente en la fosforilación oxidativa e inhibe la transferencia de protones a través de la membrana mitocondrial (Tao *et al.*, 2020).

Estáñicos

Los compuestos trifenilestaño acetato y trifenilestaño hidróxido son efectivos para el control del mildiu, poseen una tenacidad superior a la de los cúpricos y ditiocarbamatos. Actúan sobre las esporas e hifas afectando la fosforilación oxidativa (Tao *et al.*, 2020, Deresa & Diriba, 2023). Sin embargo, la fitotoxicidad de estos fungicidas limita su utilización hacia el final en el desarrollo del cultivo. La Comunidad Europea prohíbe el uso de este fungicida (Deresa & Diriba, 2023).

Las estrobilurinas y carboxamidas

Pueden tener acción preventiva o protectora (Carmona *et al.*, 2023). Esto se explica por su mecanismo de acción basado en la inhibición de la respiración mitocondrial, un proceso que es crítico durante la germinación de las esporas. Los fungicidas curativos (penetrantes) pueden inhibir el crecimiento de hongos dentro de los tejidos de la planta antes de que se observen síntomas y signos. Actúan principalmente, durante el período de incubación paralizando el proceso infeccioso. El control de la enfermedad ocurre después de la infección, pero sin la presencia de síntomas. Los triazoles y los bencimidazoles son típicamente fungicidas curativos (Carmona *et al.*, 2020).

Fungicidas sistémicos

Cianoacetamida-Oximas

El Cimoxanil pertenece a este grupo de fungicidas. Su movimiento en la planta es sólo translaminar, no tiene movimiento acropétalo. Su persistencia en la planta está limitada a unos pocos días por lo que los intervalos para su aplicación apropiada es similar a la de los fungicidas

de contacto. Cimoxanil afecta la síntesis de ADN y en menor grado la de ARN (Oliver, 2022, Kazmirchuk *et al.*, 2024). Tiene un efecto sinérgico con el cimoxanil en mezcla con mancozeb, para controlar al mildiu que cuando se usa independiente (Wang *et al.*, 2002).

Carbamatos

El Propamocarb HCl pertenece a este grupo. Es un fungicida básicamente translaminar. Tiene poca acción en la germinación del esporangio. Actúa sobre el micelio joven afectando la permeabilidad de la membrana celular, pero no es efectivo cuando el micelio ya ha desarrollado (Oliver, 2022). Propamocarb no es efectivo cuando se le aplica en plantas ya infectadas, y no ejerce control cuando estas ya tienen tres días de infectadas (Fernández- Northcote, 2002) por lo que para actuar de forma efectiva el intervalo entre sus aplicaciones debe ser corto (siete días).

Derivados del ácido cinámico.

El dimetomorf es uno de los fungicidas más recientes. Se le comercializa desde 1990. Es básicamente un fungicida translaminar con buena actividad antiesporulante que previene la producción de esporangios y oosporas. El dimetomorf afecta la formación de la pared celular promoviendo su lisis y la muerte de la célula. Es bajo riesgo en desarrollo de resistencia en el patógeno (Fernández-Northcote, 2002).

Fenilaminas

El Metalaxil fue el primer fungicida de este grupo introducido al mercado en 1977. Posteriormente otras tres fenilamidas se han venido comercializando: ofurace, benalaxil, y oxadixil. Estos fungicidas crearon una gran expectativa por su acción post-infeccional y actividad sobresaliente bajo condiciones muy favorables para la enfermedad. El uso extensivo e intensivo de metalaxil como único fungicida en el control del mildiu a lo largo de la campaña y debido a su frecuente utilización cuando ya se observaban síntomas de la enfermedad, creó una presión para la aparición de variantes de *P. infestans* resistentes al metalaxil a los tres años de su introducción (Bhatt & Sharma, 2020). Su comercialización posterior en mezclas con fungicidas de contacto y siguiendo recomendaciones del FRAC (Fungicide Resistance Action Committee, o Comité de Acción en Resistencia a Fungicidas) (Brent & Hollomon, 2007b) permitió la utilización del metalaxil y otras fenilamidas para el control efectivo, eficiente y estable del tizón, a pesar de la presencia al inicio de la campaña de 30% a 50% de variantes de *P. infestans* resistentes a fenilamidas (Fernández-Northcote, 1999).

El Metalaxil tiene poco efecto en la germinación del esporangio, zoosporas o movilidad de las zoosporas. Tiene un efecto fungitóxico en el interior de la planta (Oliver, 2022). Las fenilamidas inhiben severamente la esporulación y en menor grado el desarrollo del micelio (Oliver, 2022). Las fenilamidas interfieren en la síntesis de ARN inhibiendo a la ARN polimerasa. La mejor redistribución y la mayor persistencia de las fenilamidas en las plantas se logran en las plantas jóvenes en crecimiento activo (Oliver, 2022).

Fosfitos

El fosetil-aluminio pertenece a este grupo. Tiene una acción directa propiamente como la de un fungicida, pero además actúa indirectamente activando mecanismos de defensa propios de la planta (Silva *et al.*, 2016). Otra ventaja de este compuesto es su movilización en la planta tanto acropetalamente como basipetalamente, por lo que con este producto se puede lograr un buen control de la infección en tubérculos. El fosetil-aluminio es un compuesto que penetra rápidamente en la planta y tiene una larga persistencia (algunas semanas), lo que permite alargar el intervalo entre aplicaciones (Silva *et al.*, 2016).

Los fungicidas erradicantes

Son aquellos que inhiben el progreso de la enfermedad después de la aparición de síntomas o signos (Ivic, 2010). La mayoría de los fungicidas no tienen una acción de erradicación significativa, sino que actúan principalmente en forma preventiva y/o curativa, que son los atributos más importantes que deben poseer los fungicidas para lograr controles eficientes (Ivic, 2010).

Resistencia a fungicidas

Por evolución, los patógenos expuestos a los fungicidas buscan adaptarse para sobrevivir. La resistencia a los fungicidas es el resultado de la adaptación de un hongo a un principio activo fungicida debido a un cambio genético estable y heredable, que conduce a la aparición y propagación de mutantes con una sensibilidad fungicida reducida (Brent & Hollomon, 2007, Lucas *et al.*, 2015, Carmona *et al.*, 2017). La resistencia depende tanto del impacto de la biología de los patógenos, como de las propiedades de los fungicidas y del manejo agronómico que influya sobre las poblaciones fúngicas objeto de control (Lucas *et al.*, 2015).

El MoA de un i.a., puede indicar el nivel de riesgo a generar resistencia por parte de los hongos patógenos (Carmona & Sautua, 2024). La mayor especificidad a menudo puede resultar en una rápida evolución de la resistencia en los patógenos (Lucas *et al.*, 2015). Cuando el lugar de acción del fungicida es una ruta bioquímica específica, una mutación puntual que causa un

cambio de un solo aminoácido puede bloquear rápida y eficazmente la unión del fungicida dentro del sitio de unión (inhibidores de sitio único) y generalmente provoca altos niveles de resistencia (Brent and Hollomon, 2007). De esta manera, los fungicidas unisito por lo general tienden a favorecer una evolución más rápida de la resistencia, como por ejemplo los IQe (estrobilurinas), los ISDH (carboxamidas) y los bencimidazoles entre otros. Este fenómeno se denomina resistencia cualitativa. Este tipo de resistencia no puede ser invertido fácilmente, incluso si se interrumpen o discontinúan los tratamientos (Vielba-Fernández *et al.*, 2020). Sin embargo, otros grupos de fungicidas, como por ejemplo los IDM, si bien poseen un solo MoA, tienden a desarrollar resistencia cuantitativa (Vielba-Fernández *et al.*, 2020). Este otro tipo de resistencia es gobernada por varios factores génicos, los cuales se acumulan en el tiempo dando cambios graduales en la sensibilidad de la población de hongos, que pueden disminuir cuando se retiran las aplicaciones de fungicida (Vielba-Fernández *et al.*, 2020). Por otro lado, en términos generales, los fungicidas multisitos requieren una combinación de muchas mutaciones por parte del hongo para generar resistencia. En este caso la resistencia se produce más lentamente, o no se produce.

Los procesos de generación de resistencia pueden tornarse complejos (Vielba-Fernández *et al.*, 2020). Cuando las poblaciones de patógenos desarrollan resistencia a un fungicida y, a continuación, automáticamente y simultáneamente se vuelven resistentes a otros fungicidas que poseen el mismo MoA (que se ven afectados por la misma mutación genética), este fenómeno se conoce como resistencia cruzada. Por el contrario, cuando un hongo se torna resistente a moléculas de diferentes MoA, se denomina resistencia múltiple, por ejemplo, en el caso de *Phakopsora pachyrhizi*, organismo causal de la roya de la soja (Brent & Hollomon, 2007).

La biología y epidemiología de los hongos son también factores claves al momento de analizar el riesgo de resistencia. Así por ejemplo, un patógeno con elevado número de generaciones durante el ciclo de cultivo, con alta tasa epidemiológica, cortos períodos de incubación y de latencia, alta variabilidad genética, con amplio rango de hospedantes, con reproducción sexual y con esporas que sean fácilmente dispersadas, tendrá mayor probabilidad de generar resistencia (Vielba-Fernández *et al.*, 2020).

El riesgo y, por lo tanto, el tiempo en que se genere resistencia en el campo pueden ser minimizados en gran medida integrando la mayor cantidad de estrategias antiresistencia que retrasen el desarrollo de subpoblaciones de patógenos resistentes a un programa de MIE.

Entre las buenas prácticas agrícolas para el manejo de la resistencia a fungicidas se recomiendan (Carmona & Sautua, 2024):

1. Aplicar un fungicida solamente cuando es necesario, de acuerdo con UDEs desarrollados y validados en el país.
2. Aplicar en el momento óptimo de acuerdo con la metodología científica disponible.
3. Utilizar mezclas de principios activos con diferente MoA.
4. Utilizar mezclas con fungicidas multisitio (ej. mancozeb, clorotalonil, oxicloruro de cobre, etc.).
5. Alternar principios activos (entre y dentro de un mismo MoA).
6. Complementar los fungicidas con inductores de la resistencia (ej. quitosanos, fosfitos).
7. Respetar las dosis de recomendación y atender las restricciones indicadas en los mismos, es otro componente importante de la gestión de resistencia a los fungicidas.
8. Desarrollar un programa de monitoreo de la sensibilidad de las poblaciones de los principales patógenos objeto de control, y de valoración de la fungitoxicidad de los principales moléculas químicas, y de determinación de las dosis óptimas a campo para cada mezcla comercial.

Referencias

- Arakawa, A., Kasai, Y., Yamazaki, K., & Iwahashi, F. (2018). Features of interactions responsible for antifungal activity against resistant type cytochrome bc1: A data-driven analysis based on the binding free energy at the atomic level. *PLoS One*, 13(11), e0207673. doi: 10.1371/journal.pone.0207673.
- Avenot, H.F., & Michailides, T.J. (2010). Progress in understanding molecular mechanisms and evolution of resistance to succinate dehydrogenase inhibiting (SDHI) fungicides in phytopathogenic fungi. *Crop Protection*, 29, 643-651. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2010.02.019>
- Bartlett, D.W., Clough, J.M., Godwin, J.R., Hall, A.A., Hamer, M. & Parr-Dobrzanski, B. (2002). The strobilurin fungicides. *Pest Management Science*, 58, 649-662. doi: 10.1002/ps.520.
- Betancourt, J. (2019). Biodegradation of Chlorothalonil Fungicide in Coastal Areas of the Colombian Caribbean Suitable for Banana Crops. *Tecciencia*, 13(25), 19-28. <https://doi.org/10.18180/tecciencia.2018.25.3>

- Bhatt, B., & Sharma, G. (2020). Metalaxyl resistance in *Phytophthora infestans*: An overview. *Int J Chem Stud*, 8(4), 3047-3054. doi: 10.22271/chemi.2020.v8.i4ak.10114
- Bouillaud, F. (2023). Inhibition of succinate dehydrogenase by pesticides (SDHIs) and energy metabolism. *Int J Mol Sci.*, 24(4), 4045. doi: 10.3390/ijms24044045.
- Brent, K.J., & Hollomon, W.D. (2007a). Fungicide resistance in crop pathogens: how can it be managed? Monograph N° 1. Brussels, Global Crop Protection Federation. 60 p. <https://www.frac.info/media/jtafagre/monograph-1.pdf>
- Brent, K.J., & Hollomon, D.W. (2007b). Fungicide resistance: the assessment of risk, fungicide resistance action committee a Technical Sub-Group of Croplife International, Brussels, Belgium.
- Carabias-Martínez, R., Rodríguez-Gonzalo, R., García-Jiménez, M.G., & Hernández-Méndez, J. (1998). Electroreduction of the fungicides Folpet, Captan and Captafol on mercury electrodes. *Journal of Electroanalytical Chemistry*, 456(1–2), 193-202. [https://doi.org/10.1016/S0022-0728\(98\)00208-3](https://doi.org/10.1016/S0022-0728(98)00208-3)
- Carmona, M. Sautua, F., & Reis, E., M. (2017). Fungal resistance to fungicides in field crops: a growing problem worldwide. P. 149-192. In: P. Pérez-Rodríguez, D. Soto-Gómez e I. de la Calle (Eds.) Fungicides: Perspectives, Resistance Management and Risk Assessment. Nova Science Publishers, Inc. New York. USA.
- Carmona, M. Sautua, F., & Pérez-Hernández, O. (2019). Copper phosphite enhances efficacy of a strobilurin-triazole fungicide in controlling late season foliar disease of soybean. *Crop Protection*, 115, 130-134.
- Carmona, M., & Sautua, F. (2024). XII.1. Conceptos de manejo integrado de las enfermedades de las plantas in Sosa, M.C., Fitopatología general, Asociación Argentina de Fitopatólogos, Buenos Aires, Argentina. <https://aafitopatologos.com.ar/wp-content/uploads/2025/08/FITOPATOLOGIA-GENERAL-3-1.pdf>
- Carmona, M., Cortese, P., Moschini, R., Pioli, R., Ferrazzini, M., & Reis, E. (1999). Economical damage threshold for fungicide control of leaf blotch and tan spot of wheat in Argentina. In: XIVth International Plant Protection Congress, p.119. Jerusalem, Israel.

- Carmona, M., Sautua, F., Pérez-Hernández, O, & reis, E.M. (2020). Role of Fungicide Applications on the Integrated Management of Wheat Stripe Rust. *Front. Plant Sci.*, 11, 1-22. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00733>
- Deresa, E.M, & Diriba, T.F. (2023). Phytochemicals as alternative fungicides for controlling plant diseases: A comprehensive review of their efficacy, commercial representatives, advantages, challenges for adoption, and possible solutions. *Heliyon.*, 9(3), e13810. doi: 10.1016/j.heliyon.2023.e13810.
- Dulare, R. (2025). Applications of dithiocarbamates compounds: a review. *IJPREMS*, 5(8), 96-102. : <https://www.doi.org/10.58257/IJPREMS43239>
- El-Baky, N.A, & Amara A.A.A.F. (2021). Recent Approaches towards Control of Fungal Diseases in Plants: An Updated Review. *J Fungi*, 7(11), 900. doi: 10.3390/jof7110900.
- Fernández-Northcote E. N. (2002). Funguicidas: Historia, presente y futuro de los funguicidas utilizados para el control del tizón. pp. 67-76 in Fernández-Northcote E. N. (ed), Memorias del taller internacional Complementando la resistencia al tizón (*Phytophthora infestans*) en los Andes. https://www.academia.edu/54690554/Components_of_IPM_Late_Blight_65_Fungicides_Past_Present_and_Future_of_Fungicides_Used_for_Late_Blight_Control
- Fernández-Northcote, E., Navia O., & Gandarillas, A. (1999). Bases de la estrategia de control químico del tizón tardío de la papa, desarrolladas por PROINPA en Bolivia. *Revista Latinoamericana de la Papa*, 11, 1-25. <https://pdfs.semanticscholar.org/e359/f6278fb4ee4e791fa204d784a3bdcba0a366.pdf>
- Ivic, D. (2010). Curative and Eradicative Effects of Fungicides. *InTech.*, 1-22. doi: 10.5772/13766
- Kazmirchuk, T.D.D., Burnside, D.J., Wang, J., Jagadeesan, S.K., Al-Gafari, M., Silva, E., Potter, T., Bradbury-Jost, C., Ramessur, N.B., Ellis, B., Takallou, S., Hajikarimlou, M., Moteshareie, H., Said, K.B., Samanfar, B., Fletcher, E., & Golshani, A. (2024). Cymoxanil disrupts RNA synthesis through inhibiting the activity of dihydrofolate reductase. *Sci Rep.*, 14(1), 11695. doi: 10.1038/s41598-024-62563-5.
- Lucas, J.A., Hawkins, N.J., & Fraaije, B.A. (2025). The evolution of fungicide resistance. *Adv. Appl. Microbiol.*, 90, 29-92. doi: 10.1016/bs.aambs.2014.09.001.

- Oliver, P.R. (2022). 5 Fungicide Modes of Action and Spectrum. CABI, UK.
<https://www.cabidigitallibrary.org/doi/pdf/10.5555/20220343299>
- Reis, E.M., & Carmona, M.A. (2013). Classification of fungicides. P. 91-104. In: M.N. Wheeler and B.R. Johnston (Eds.) Fungicides: classification, role in disease management and toxicity effects. Editorial Nova Science Publishers, Inc. New York, USA.
- Reis, E.M., A. Reis, A., & M. Carmona, M. (2019). Manual de Fungicidas. Guia para o controle químico racional de doenças de plantas. 8º Ed. Ed. Berthier, Passo Fundo, Brasil.
- Silva, O.V., Vélez, M.I., Hernández, D., Nuñez, C., & Greslebin, S.G. (2016). Action of fosetyl-al and metalaxyl against *Phytophthora austrocedri*. *For. Path.* 46, 54-66. doi: 10.1111/efp.12216
- Tamm, L., Thuerig, B., Apostolov, S., Blogg, H., Borgo, E., Corneo, P. E., Fittje, S., de Palma, M., Donko, A., Experton, C., Alcázar Marín, É., Morell Pérez, Á., Pertot, I., Rasmussen, A., Steinshamn, H., Vetemaa, A., Willer, H., & Herforth-Rahmé, J. (2022). Use of Copper-Based Fungicides in Organic Agriculture in Twelve European Countries. *Agronomy*, 12(3), 673. <https://doi.org/10.3390/agronomy12030673>
- Tao, L., Xiu, Q., Zhang, J., & Wang, J.X. (2020). Pharmacological characteristics and efficacy of fluazinam against *Corynespora cassiicola*, causing cucumber Target Spot in Greenhouses. *Plant Disease*, 104(9), doi:10.1094/PDIS-12-19-2649-RE
- Van den Bosch, F., Oliver, R., van den Berg, F. & Paveley, N. (2014). Governing principles can guide fungicide-resistance management tactics. *Annual Review of Phytopathology*, 52, 175-195. doi: 10.1146/annurev-phyto-102313-050158.
- Vielba-Fernández, A., Polonio, Á., Ruiz-Jiménez, L., de Vicente, A., Pérez-García, A., & Fernández-Ortuño, D. (2020). Fungicide resistance in powdery mildew fungi. *Microorganisms*, 8(9), 1431. <https://doi.org/10.3390/microorganisms8091431>
- Wang, W.Q., Han, X.Y., Zhang, X.F., Kang, L.J., & Chen, S.L. (2002). Synergism in mixtures of cymoxanil and mancozeb on *Phytophthora infestans* in vivo. *Meded Rijksuniv Gent Fak Landbouwkd Toegep Biol Wet.*, 67(2), 299-305.

Control ecológico de plagas en cultivos hortícolas

Capítulo V.

Microorganismos usados en el control
ecológico de patógenos foliares

Resumen

Los fitopatógenos foliares son una grave amenaza para la seguridad alimentaria mundial. El control biológico se considera ecológicamente amigable (control ecológico) y una alternativa fundamental en el manejo de las enfermedades producidas por estos. Se ha demostrado que varios microorganismos son efectivos en el control de muchas de estas enfermedades. En este capítulo se analizan varios de los más importantes patógenos foliares, con los cuales hemos tenido experiencia, así como los microorganismos antagonistas más frecuentemente usados, incluyendo su distribución, ecología, biología y modo de acción. Para ello, se revisan investigaciones realizadas durante las últimas décadas en todo el mundo sobre la evaluación de la eficacia de los agentes de control biológico, con algunas consideraciones de éxito convincentes, así como los factores que fomentan o dificultan su desarrollo.

Palabras clave: Bioplaguicidas, control biológico, fitopatógenos, control ecológico, microorganismos foliares benéficos.

Abstract

Foliar phytopathogens pose a serious threat to global food security. Biological control is considered environmentally friendly (ecological control) and a fundamental alternative in managing diseases caused by these pathogens. Several microorganisms have proven effective in controlling many of these diseases. This chapter analyzes several of the most important foliar pathogens with which we have experience, as well as the most frequently used antagonistic microorganisms, including their distribution, ecology, biology, and mode of action. To this end, we review research conducted over the last few decades worldwide on the evaluation of the efficacy of biological control agents, including some compelling success stories, as well as the factors that promote or hinder their development.

Keywords: Biopesticides, biological control, phytopathogens, ecological control, beneficial foliar microorganisms.

Introducción

Cotes *et al.*, (2028), mencionan que la microbiología es una de las ciencias jóvenes del mundo, cuyos registros datan desde mediados de 1800, cuando Pasteur describió y dio a conocer por primera vez el rol de los microorganismos en la naturaleza y su importancia en el bienestar del hombre, y hasta la fecha que los científicos han aislado un sinnúmero de microorganismos de diversos ecosistemas, entre ellos diferentes tipos de suelo, agua, animales y plantas de diferentes especies (Dickinson & Preece, 1977, Jones, 1993, Lemanceau *et al.*, 2017), lo que ha permitido su constante estudio y aprovechamiento (Cotes *et al.*, 2018)

Entre todos los microorganismos existentes, los que habitan las plantas pueden colonizar tres partes principales, que corresponden a la filósfera (parte aérea), la rizósfera (zona de influencia del sistema radicular) y la endósfera (sistema de transporte interno) (Yarzabal Rodríguez *et al.*, 2024). La filósfera, incluye hojas, flores y frutos, alberga un número significativo de diferentes poblaciones microbianas. Esta abundancia y diversidad es promovida por la liberación de compuestos orgánicos vegetales y la presencia de nichos favorables para su colonización y desarrollo (Dickinson & Preece, 1977, Yarzabal Rodríguez *et al.*, 2024). Dicha diversidad de microorganismos filosféricos conforma una vasta red de poblaciones que interactúan y viven en un estado de equilibrio dinámico (Figura 1), que a su vez es reflejo de los cambios en su entorno (Dickinson & Preece, 1977, Leveau, 2007).

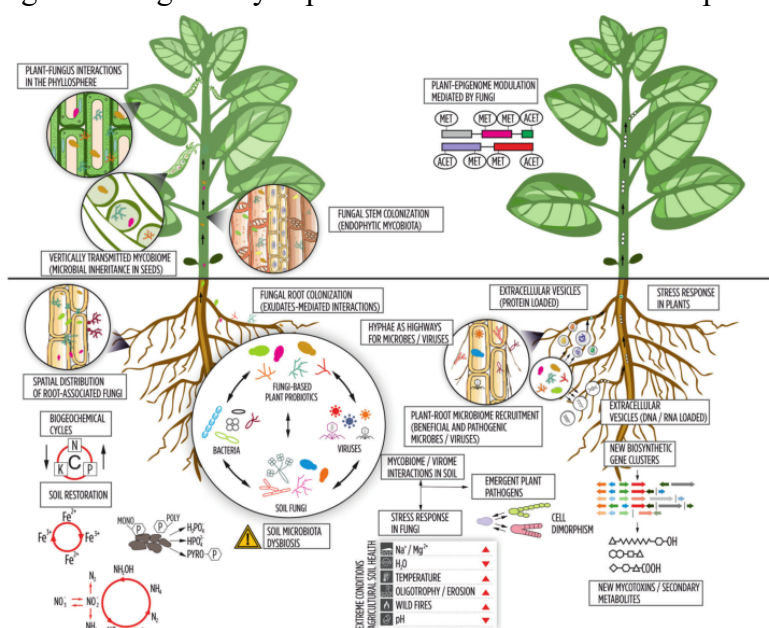


Figura 1. Mecanismos inexplorados o poco investigados en el contexto de las interacciones entre plantas y hongos extremófilos (ExF). Estas interacciones ocurren en los compartimentos filosférico, endosférico y rizosférico (Fuente: Yarzabal Rodríguez *et al.*, 2024).

Dentro de las poblaciones filosféricas, Kerling (1958) y Hislop y Cox (1969) han reportado que el mayor número de microorganismos corresponde a bacterias no filamentosas, seguido por levaduras, luego mohos y, en menor proporción, por bacterias filamentosas (actinomicetos). Todos los microorganismos filosféricos cumplen un papel ya sea como benéficos o como patógenos (Dickinson & Preece, 1977). Dentro de los patógenos se han reportado *Mycosphaerella* spp. (Landry *et al.*, 2017), *Botrytis cinerea* (Dean *et al.*, 2012; Elad,

2000), *Erysiphe cichoracearum* (Gao *et al.*, 2016), *Pseudoperonospora cubensis*, *Sphaerotheca fusca* (Elad, 2000a), *Alternaria* sp. (Fulcher *et al.*, 2017), *Corynespora cassiicola* (Louws, Rivard, & Kubota, 2010), *Colletotrichum camelliae*, *Curvularia eragrostidis*, *Lasioidiplodia theobromae*, *Pestalotiopsis theae* (Saha *et al.*, 2012) y *P. syringae* pv. *syringae* (Meyer & Leveau, 2012), *Phytophthora infestans* (Fry *et al.*, 2015), entre otros, que son los responsables de desarrollar enfermedades como royas, manchas, oidios y mildius en cultivos de alto impacto económico a nivel mundial.

También se ha descrito un número significativo de microorganismos foliares benéficos, que en contraste contribuyen a proveer un equilibrio en ese ambiente, ya que funcionan como una barrera de defensa inicial y contrarrestan la colonización de los diferentes fitopatógenos (Yarzabal Rodríguez *et al.*, 2024). Dentro de este grupo se destacan principalmente bacterias de los géneros *Bacillus* spp., *Pantoea* sp. y *Pseudomonas* spp., así como hongos como *Stephanoascus flocculosus*, *Ampelomyces quisqualis*, *Penicillium* sp., *Verticillium lecanii*, *Gliocladium* sp. y *Trichoderma* sp., y levaduras como *Aureobasidium* sp., *Sporobolomyces* sp., *Cryptococcus* sp., *Torulopsis* sp., *Rhodotorula* spp. y *Candida* spp. (Ruberson, 1999, Montesinos & Bonaterra, 2009, Ortuño *et al.*, 2017).

La capacidad antagónica de algunos géneros microbianos radica principalmente en la producción de moléculas tóxicas, la competencia por nutrientes y espacio, y la alteración de la fisiología de la planta hospedera en beneficio de su población, lo que permite mantener el equilibrio poblacional (Cotes *et al.*, 2018). Dichos reportes, junto con publicaciones más recientes (Yarzabal Rodríguez *et al.*, 2024), son basados en resultados obtenidos a partir de ensayos realizados bajo condiciones controladas *in vitro* e *in vivo* (Dickinson & Preece, 1977). Esos estudios demuestran que la aspersión sobre la superficie de las plantas de diferentes aislamientos, solos, en mezcla o en formulaciones, reduce exitosamente la incidencia y la severidad de enfermedades causadas por patógenos como *Gremmeniella abietina* (Knudsen & Hudler, 1987), *Cercospora arachidicola* (Kokalis-Burelle, Backman), *Pythium ultimum* (Whipps, *et al.*, 1993), *Rhizoctonia solani* (Rabindran & Vidhyasekaran, 1996), *Pyricularia oryzae* (Vidhyasekaran *et al.*, 1997), *Botrytis fabae* (Jackson, Walters, & Marshall, 1997), *Botrytis cinerea*, *Pseudoperonospora cubensis*, *Sclerotinia sclerotiorum* y *Sphaerotheca fusca* (syn. *S. fuliginea*), entre otros (Elad, 2000, Cotes *et al.*, 2018).

Entender la capacidad antagónica de algunos microorganismos y la necesidad de desarrollar una “estrategia de manejo integrado de cultivos” hicieron evidente y estimularon el desarrollo de alternativas de control biológico de patógenos foliares a partir de la década de

1970, cuando se encontraba en pleno auge el uso de plaguicidas químicos tipo fungicidas e insecticidas (Dickinson & Preece, 1977). Debido al aumento de la susceptibilidad de las plantas frente a los patógenos y al efecto negativo de la aplicación de los agroquímicos al medio ambiente, varias investigaciones (Dickinson & Preece, 1977, Baker, 1987 y Cook, 1988) cuestionaron el impacto del control químico a nivel foliar y, a su vez, hicieron nuevas consideraciones sobre el control biológico como una herramienta útil y ecológica, que incluida dentro de programas de manejo pudieran funcionar para el control de enfermedades.

Agentes de control biológico de fitopatógenos foliares

En este libro describiremos básicamente a los microorganismos en los cuales hemos tenido experiencia en las investigaciones de los diferentes cultivos hortícolas.

Hongos filamentosos

***Trichoderma* spp.**

Cotes *et al.* (2018), hicieron una excelente revisión bibliográfica sobre este hongo filamentoso, de cuyo texto extractamos algunos párrafos, respetando incluso la extensa revisión bibliográfica que realizaron y complementando con referencias más actualizadas (Barnett & Hunter, 1998). El género *Trichoderma* (Hypocreales, Ascomycota) incluye alrededor de 104 especies basadas en análisis moleculares (Druzhinina *et al.*, 2006). Varias de estas corresponden, en su fase sexual, a *Hypocrea* [International Subcommission on *Trichoderma* and *Hypocrea* Taxonomy (ISTH, 2017)]. *Trichoderma* es un habitante del suelo, cosmopolita, capaz de crecer en suelos nativos de pradera, de agricultura, de bosques, salinos, de desierto y en pantanos de todas las zonas climáticas (incluidas la Antártida, la tundra y las regiones tropicales); también se encuentran en lagos, en el aire, en la biomasa de plantas, en la vecindad de casi todos los tipos de especies de plantas vivas y en semillas (Mukherjee *et al.* 2013).

Se encuentran con frecuencia en la madera en descomposición (Samuels, 1996), y es económicamente importante como productora de enzimas industriales (*Trichoderma reesei*) (Kubicek & Penttilä, 1998), de antibióticos (Sivasithamparam & Ghisalberti, 1998) y como biocontrolador de diversos fitopatógenos (Elad, 2000, Harman *et al.*, 2004), ya que puede crecer en asociación simbiótica/endofítica con las plantas para protegerlas de factores bióticos y abióticos (Mastouri *et al.*, 2010, Shores *et al.*, 2010).

Este hongo ha demostrado ser resistente/tolerante a muchos plaguicidas utilizados en la agricultura (Chaparro *et al.*, 2011, Goldman *et al.*, 1993; Mukherjee *et al.*, 1999). Además, *Trichoderma* spp. es un fuerte invasor oportunista, de crecimiento rápido y prolífico productor

de esporas (Schuster & Schmoll, 2010). Todas estas razones lo sitúan como un hongo ideal tanto para aplicaciones industriales como para su uso como bioplaguicida. La actividad biocontroladora de varias especies de *Trichoderma* ha sido ampliamente documentada (Elad, 2000, Lorito et al., 2010, Moreno & Cotes, 2006, Moreno et al., 2007; Shores et al., 2010).

Un control exitoso que se han logrado con la cepa T39 de *Trichoderma harzianum*, que puede considerarse como un modelo para el control de patógenos foliares, principalmente de *B. cinerea* (Elad, 1994, Elad, 2000, Elad & Freeman, 2002, Elad & Shtienberg, 1995, Elad & Stewart, 2004, Elad et al., 1993, Freeman et al., 2004, Guetsky et al., 2001, O'Neill et al., 1996; Perazzolli et al., 2008; Shafir et al., 2006). Esta cepa fue aislada del dosel del pepino (Elad et al., 1993).

Debido al trabajo intensivo llevado a cabo en condiciones comerciales en el control moho gris de la vid (Elad, 1994, Elad & Shtienberg, 1995) y dado el control eficaz de *B. cinerea* en invernadero en diferentes cultivos en Israel (Elad, 1994, Elad & Zimand, 1991, Elad & Zimand, 1992) y en muchos otros países (Elad, 1994), esta cepa fue registrada bajo el nombre de Tricodex para el control de *B. cinerea* en campo (O'Neill et al., 1996) y en invernadero (Shtienberg & Elad, 1997), ya sea actuando sola o de forma integrada con fungicidas. Este aislamiento también mostró ser efectivo contra otras enfermedades como la cladosporiosis del tomate (*Fulvia fulva*) y el moho blanco (*Sclerotinia sclerotiorum*) en varios cultivos, incluido el pepino (Elad & Shtienberg, 1997). En varios estudios de invernadero y campo se demostró su actividad biocontroladora, como en el caso de trabajos realizados en el control de *B. cinerea*, *Pseudoperonospora cubensis* y *Sphaerotheca fusca* en pepino, en condiciones comerciales de invernadero, en los que se obtuvieron porcentajes de control entre 35 y 78 % (Elad, 2000). Cuando se evaluó en experimentos a gran escala usando diferentes frecuencias y dosis de aplicación, controló la antracnosis producida por *Colletotrichum acutatum* y por el moho gris (*B. cinerea*) en fresa, bajo condiciones controladas y en condiciones de invernadero (Freeman et al., 2004). En otros estudios, se demostró el efecto biocontrolador de *T. harzianum* T39 en el control preventivo del mildiu velloso de la vid (*Plasmopara viticola*), bajo condiciones de invernadero, lográndose protección superior al 40 %, mediada por resistencia sistémica inducida (Perazzolli et al., 2008).

Otras especies de *Trichoderma* han sido utilizadas exitosamente para el control de patógenos económicamente importantes; tal es el caso de *Trichoderma atroviride*, que ha sido utilizado para el control de *Cryphonectria parasitica* y de *B. cinerea* (Brunner et al., 2005, Dodd et al., 2003). *Trichoderma koningiopsis* cepa Th003, aislada de suelo colombiano

(previamente identificada como *Trichoderma koningii*), también ha producido un control efectivo de *B. cinerea* en tomate (Moreno & Cotes, 2006; Moreno *et al.*, 2007) y mora (Zapata, *et al.*, 2011); del mildiu polvoso en tomate (Moreno & Cotes, 2006), y del moho blanco de la lechuga (Cotes *et al.*, 2007). Otras cepas de *Trichoderma* spp. han sido también utilizadas para el control de *Alternaria solani*, *Bipolaris oryzae*, *Pyricularia oryzae*, *Sphaerulina oryzina* y *S. sclerotiorum* en tomate, papa y arroz (Prabhakaran *et al.*, 2015). Por su parte, *T. afroharzianum*, en evaluaciones de campo a gran escala, produjo una reducción de la severidad de 43 % del mildiu polvoso producido por *Erysiphe necator* en cultivos de vid; además, mostró una alta tolerancia a los fungicidas comúnmente utilizados para el manejo de esta enfermedad (Sawant *et al.*, 2017). *T. stromaticum*, en ensayos de campo en Perú, redujo en 48 % la escoba de bruja producida por *Crinipellis pernicioso* en el cultivo de cacao; sin embargo, este microorganismo no tuvo un efecto contra las enfermedades pudrición negra del fruto y moniliasis causadas por *Phytophthora* spp. y *Moniliophthora roreri*, respectivamente, en este cultivo (Krauss & Soberanis, 2002).

***Beauveria bassiana* (Bb)**

En las últimas décadas, el uso excesivo de plaguicidas ha impactado de manera negativa al ambiente, contribuyendo de igual manera al desarrollo de resistencia de plagas y enfermedades, así como la eliminación de enemigos naturales (Intagri, 2025). Actualmente en la agricultura se hace énfasis en el uso de productos más amigables con el ambiente y la salud humana. En ese sentido, los microorganismos entomopatógenos constituyen una herramienta importante para el manejo integrado de plagas. Tal es el caso de los hongos entomopatógenos que poseen gran potencial como agentes controladores de poblaciones de artrópodos. Entre los géneros más importantes están: *Beauveria*, *Metarhizium*, *Paecilomyces*, *Verticillium*, *Rhizopus* y *Fusarium*. Dentro de estas, la especie más utilizada comercialmente alrededor del mundo es *Bb* por los resultados favorables que ha mostrado en el control de insectos plagas de diferentes cultivos. *Bb* es un hongo imperfecto Deuteromycete (Barnett & Hunter, 1988)

Modo de acción. Es capaz de infectar a más de 200 especies de insectos. Es de apariencia polvosa, de color blanco algodonoso o amarillento cremoso. El ciclo de vida de este hongo consta de dos fases: la patogénica y la saprofítica. El desarrollo del hongo se puede dividir hasta en ocho etapas, mismas que se describen a continuación:

Adhesión. El primer contacto entre el hongo entomopatógeno y el insecto sucede cuando la espora (conidio) es depositada en la superficie del insecto.

Germinación. El conidio inicia el desarrollo de su tubo germinativo y un órgano sujetador (llamado apresorio), que le permite fijarse a la superficie del insecto. Para una germinación adecuada se requiere una humedad relativa del 92% y temperatura de entre 23 a 25 °C.

Penetración. Después de la fijación mediante mecanismos físicos (acción de presión sobre la superficie de contacto) y químicos (acción de enzimas: proteasas, lipasas y quitinasas), el hongo ingresa en el insecto a través de las partes blandas.

Producción de toxinas. Dentro del insecto, el hongo ramifica sus estructuras y coloniza las cavidades de hospedante. Produce la toxina llamada Beauvericina que ayuda a romper el sistema inmunológico del patógeno, lo que facilita la invasión del hongo a todos los tejidos. Otras toxinas que secreta son beauvericin, beauverolides, bassianolide, isarolides, ácido oxálico y los pigmentos tenellina y bassianina que han mostrado cierta actividad insecticida. El propósito de las toxinas es evitar el ataque a las estructuras invasivas del hongo.

Muerte del insecto. Muerte del patógeno y marca fin de la fase parasítica, dando así inicio a la fase saprofítica.

Multiplificación y crecimiento. Después de la muerte del insecto, el hongo multiplica sus unidades infectivas (hifas) y estas de manera simultánea crecen, terminando por invadir todos los tejidos del insecto y haciéndose resistente a la descomposición, aparentemente por los antibióticos segregados por el hongo. Después de la completa invasión, el desarrollo posterior del hongo sobre el insecto depende de la humedad relativa, y en caso de no contar con las condiciones idóneas el insecto permanece con apariencia de momia.

Aplicaciones del hongo. En campo debe aplicarse bajo condiciones propicias para su desarrollo, es decir, deben prevalecer condiciones idóneas de medio ambiente (temperatura y humedad) y la presencia de hospederos (plaga objetivo). Las formas de aplicación suelen ser: mediante aplicaciones foliares, siendo la más común y se emplean formulaciones líquidas o sólidas a pH 6 o 7; uso de trampas con organismos inoculados con el hongo, adicionando feromonas como atrayente; y, a través del riego en “drench”. Para que *Bb* actúe requiere ponerse en contacto con el insecto, de otra manera no tendrá acción alguna (Intagri, 2025). Se aplicó este hongo para el control de diversas plagas en diversos cultivos, como café, repollo, Algodón, plátano, papa, frutales, maíz, caña de azúcar, hortalizas, ají, maracuyá y frijol (Goettel *et al.*, 1990, Monzón 2002) .

Bacterias en el control biológico de patógenos foliares

Bacillus

En esta parte, hablaremos básicamente acerca de los *Bacillus* con los cuales hemos tendido alguna experiencia, a partir de los productos comerciales utilizados.

De forma general el género *Bacillus* pertenece a la división Firmicutes, familia Bacillaceae; se caracteriza por sus estructuras de bacilos gram-positivos y son aerobios estrictos o anaerobios facultativos, que en condiciones de estrés forman una endospora central de forma ovalada o cilíndrica, que le permite resistir condiciones desfavorables del ambiente. En general, son móviles, con flagelos peritricos (Turnbull, 1996).

Bacillus spp. se encuentra entre los agentes de control biológico bacterianos más potentes. Aunque se utiliza principalmente para controlar patógenos del suelo, esta bacteria se usó en menor medida para el control de enfermedades foliares (Perelló & Mónaco, 2007). La capacidad de los bacilos para producir esporas los hace extremadamente resistentes a las altas temperaturas, pH desfavorables, radiación ultravioleta, desecación, congelación extrema, escasez de nutrientes y de agua, y desinfectantes químicos (Cano & Borucki, 1995). Estas esporas son producidas por *Bacillus* spp. cuando las condiciones ambientales son desfavorables (Nakano & Zuber, 1998), lo que les permite sobrevivir en la filósfera y controlar fitopatógenos. Las especies más utilizada en el control biológico de fitopatógenos son ubicuas, saprófitas, y se aíslan frecuentemente de suelo, de agua, de aire y de material vegetal en descomposición (Piggot & Hilbert, 2004).

Bacillus subtilis (Bs) ha sido la bacteria más utilizada. Baker *et al.* (1985) lograron una reducción del 75 % de la roya del frijol con tres aplicaciones semanales de esta bacteria, en comparación con el testigo, encontrando en varios ensayos que *B. subtilis* fue más efectivo que el fungicida Mancozeb. En otros trabajos, se demostró que esta bacteria también controló eficazmente la mancha foliar de la remolacha azucarera, producida por *Cercospora beticola* (Collins & Jacobsen, 2003), y varias enfermedades limitantes del tomate, como el tizón tardío, producido por *Phytophthora infestans*; el tizón temprano, ocasionado por *Alternaria* sp.; el mildiu polvoso, producido por *Oidium neolycopersici*, *Erysiphe orontii*, *Leveillula taurica*, y el moho de la hoja, producido por *Fulvia fulva* (Sultan, 2012). En un estudio reciente, se demostró que la cepa UD1022 de *B. subtilis* ejerció control de *Pseudomonas syringae* en *Arabidopsis thaliana* (Kumar & Purohit, 2012).

Por otra parte, Ali y Nadarajah (2014) demostraron que la aplicación en mezcla de *Trichoderma* spp. y de *B. subtilis* controló efectivamente *Magnaporthe grisea* en arroz. Además, *B. subtilis* también ha sido utilizado contra los hongos de la madera (*Phaeoacremonium aleophilum*, *Phaeomoniella chlamydospora*) en vid (Alfonzo *et al.*, 2009), contra la antracnosis (*Colletotrichum gloeosporioides*) en ají (Ashwini & Srividya, 2014), contra la roya del frijol (*Uromyces phaseoli*) (Baker *et al.*, 1985), contra la cercosporiosis de la remolacha azucarera (Collins & Jacobsen, 2003), contra el mildiu vellosa (*Peronospora*, *Pseudoperonospora*) en hortalizas (Fravel, 1999), contra la mancha negra del aguacate (*Pseudocercospora purpurea*) (Korsten *et al.*, 1997), contra las bayas momificadas (*Monilinia vaccinii-corymbosi*) en arándano (Scherer *et al.*, 2004) y contra la sigatoka negra (*Mycosphaerella fijiensis*) en banano (Serrano *et al.*, 2013).

Otras especies de *Bacillus* también se han utilizado contra diferentes fitopatógenos. *Bacillus amyloliquefaciens* FZB24 se ha evaluado exitosamente contra *Phytophthora*, contra las manchas de las hojas y el mildiu polvoso en hortalizas y cucurbitáceas (Bochow *et al.*, 2001; Borriss, 2011) y contra la antracnosis (*Colletotrichum dematium*) en morera (Hiradate *et al.*, 2002). *Bacillus mycoides* se ha utilizado contra el moho gris (*Botrytis cinerea*) en fresa (Guetsky *et al.*, 2001) y *B. pumilus* contra alternaria, mildiu vellosa, mildiu polvoso, roya negra y sigatoka negra en banano y en otros cultivos (Serrano *et al.*, 2013).

***Bacillus thuringiensis* (Bt)**

Es una bacteria, que al microscopio, es diminuto y con forma de bastón. Fue descubierto por primera vez en Japón, pero su primer registro científico ocurrió en una parte de Alemania llamada Turingia (Argôlo-Filho & Loguercio, 2013, CABI, 2025). Aquí es donde el nombre *Bt* viene. Comenzó a utilizarse en Estados Unidos en la década de 1950 y en Canadá en la década de 1970 para proteger los bosques de insectos dañinos como los gusanos del abeto. *Bt* es una parte tan importante de la protección de cultivos que las técnicas utilizadas para cultivarlo se han optimizado significativamente en las últimas décadas. Se cultiva en tanques esterilizados y los factores importantes para su crecimiento incluyen la temperatura, los niveles de oxígeno y el tipo de nutrientes. Para formulaciones de pulverización, *Bt* se combina con agua o aceite mineral y otros aditivos (como pegatinas) que ayudan a matar las plagas (Argôlo-Filho & Loguercio, 2013, CABI, 2025).

Durante la fase de formación de esporas de su ciclo de vida, *Bt* activa genes importantes llamados *grito* genes que le permiten crear estructuras tridimensionales llamadas cristales que

son tóxicas para las larvas de plagas. Se llaman toxinas cry y están formadas por partes más pequeñas llamadas proteínas cry (Argôlo-Filho & Loguercio, 2013, CABI, 2025).

Una parte de la toxina cry denominada 'dominio Cry III' es importante para permitir que las toxinas se unan a las células de las larvas de la plaga. El intercambio de dominio III de Cry puede ocurrir entre diferentes toxinas. Esto es un poco como intercambiar piezas de Lego para crear diferentes formas y funciones. La unión de la toxina Cry ocurre en el intestino de la plaga en lugares llamados vesículas de membrana del borde en cepillo, que son como pequeñas burbujas en la superficie de algunas células. Las toxinas se unen específicamente a partes de la célula llamadas receptores de cadherina. La secuencia de aminoácidos de la toxina determina su capacidad para unirse al receptor. Esto se debe a que la secuencia de aminoácidos determina la forma de proteínas como las toxinas y los receptores de cadherina, lo que les permite encajar como piezas de un rompecabezas (Argôlo-Filho & Loguercio, 2013, CABI, 2025).

Cuando una plaga come *Bt*, ingresa al intestino y libera toxinas del llanto. Estas toxinas se adhieren a la pared intestinal y causan agujeros, lo que provoca la muerte de la plaga (Argôlo-Filho & Loguercio, 2013, CABI, 2025).

Referencias

- Alfonzo, A., Conigliaro, G., Torta, L., Burrzano, S., & Moschetti, G. (2009). Antagonism of *Bacillus subtilis* strain AG1 against vine wood fungal pathogens. *Phytopathologia Mediterranea*, 48, 155-158. doi:10.14601/Phytopathol_Mediterr-2886.
- Ali, H., & Nadarajah, K. (2014). Evaluating the efficacy of *Trichoderma* spp. and *Bacillus subtilis* as biocontrol agents against *Magnaporthe grisea* in rice. *Australian Journal of Crop Science*, 8(9), 1324.
- Argôlo-Filho RC, Loguercio LL. (2013). *Bacillus thuringiensis* is an environmental pathogen and host-specificity has developed as an adaptation to human-generated ecological niches. *Insects.*, 5(1), 62-91. doi: 10.3390/insects5010062.
- Ashwini, N., & Srividya, S. (2014). Potentiality of *Bacillus subtilis* as biocontrol agent for management of anthracnose disease of chilli caused by *Colletotrichum gloeosporioides* OGC1. *Biotechnology*, 4(2), 127-136. doi:10.1007/s13205-013-0134-4.
- Baker, C. J., Stavely, J. R., & Mock, N. (1985). Biocontrol of bean rust by *Bacillus subtilis* under field conditions. *Plant Disease*, 69(9), 770-772.

- Baker, K. F. (1987). Evolving concepts of biological control of plant pathogens. *Annual Review of Phytopathology*, 25, 67-85. doi:10.1146/annurev.py.25.090187.000435.
- Barnet, H.L., & Hunter, B.B. (1998). Illustrated genera of imperfect fungi. 3rd Ed., Burgess Publishing Company, Minnesota, USA. <https://es.scribd.com/document/478453438/claves-taxonomicas-Barnett-y-Hunter-1998-pdf>
- Bochow, H., El-Sayed, S. F., Junge, H., Stavropoulou, A., & Schmiedeknecht, G. (2001). Use of *Bacillus subtilis* as biocontrol agent. IV. Salt-stress tolerance induction by *Bacillus subtilis* FZB24 seed treatment in tropical vegetable field crops, and its mode of action. *Journal of Plant Diseases and Protection*, 108(1), 21-30.
- Borriess, R. (2011). Use of plant-associated *Bacillus strains* as biofertilizers and biocontrol agents in agriculture. En: D. K. Maheshwari (Ed.), *Bacteria in agrobiolgy: Plant growth responses* (pp. 41-76). Berlin, Alemania: Springer. doi:10.1007/978-3-642-20 332-9_3.
- Brunner, K., Zeilinger, S., Ciliento, R., Woo, S. L., Lorito, M., Kubicek, C. P., & Mach, R. L. (2005). Improvement of the fungal biocontrol agent *Trichoderma atroviride* to enhance both antagonism and induction of plant systemic disease resistance. *Applied and Environmental Microbiology*, 71(7), 3959-3965. doi:10.1128/aem.71.7.3959-3965.2005
- CABI (2025). *Bacillus thuringiensis*: cómo funciona y las plagas a las que se dirige. <https://bioprotectionportal.com/es/resources/bacillus-thuringiensis-biocontrol-agent/>
- Cano, R., & Borucki, M. K. (1995). Revival and identification of bacterial spores in 25- to 40-million-year-old dominican amber. *Science*, 268(5213), 1060-1064.
- Chaparro, A. P., Carvajal, L. H., & Orduz, S. (2011). Fungicide tolerance of *Trichoderma asperelloides* and *T. harzianum* strains. *Agricultural sciences*, 2(3), 301-307. doi:10.4236/as.2011.23040.
- Collins, D. P., & Jacobsen, B. J. (2003). Optimizing a *Bacillus subtilis* isolate for biological control of sugar beet cercospora leaf spot. *Biological Control*, 26(2), 153-161. doi:10.1016/S1049-9644(02)00132-9.
- Collins, D. P., & Jacobsen, B. J. (2003). Optimizing a *Bacillus subtilis* isolate for biological control of sugar beet cercospora leaf spot. *Biological Control*, 26(2), 153-161. doi:10.1016/S1049-9644(02)00132-9.

- Cook, R. J. (1988). Biological control and holistic plant-health care in agriculture. *American Journal of Alternative Agriculture*, 3(2-3), 51-62. doi:10.1017/S0889189300002186.
- Cotes, A.M., Zapata, Y., Beltrán-Acosta, C., Kobayashi, Z., Uribe, L., & Elad, Y. (2018). in Alba Marina Cotes (ed.), Control biológico de fitopatógenos, insectos y ácaros. Vol. 1, Agentes de control biológico. Agrosavia, Bogotá, Colombia.
- Dean, R., Van Kan, J. A., Pretorius, Z.A., Hammond-Kosack, K.E., Di Pietro, A., Spanu, P.D., ... Ellis, J. (2012). The Top 10 fungal pathogens in molecular plant pathology. *Molecular Plant Pathology*, 13(4), 414-430. doi:10.1111/j.1364-3703.2011.00783.x.
- Dickinson, C. H., & Preece, T. F. (1977). Microbiology of aerial plant surfaces. Londres, Inglaterra: Academic Press. doi:10.1002/jobm.19770170712.
- Dodd, S. L., Lieckfeldt, E., & Samuels, G. J. (2003). *Hypocrea atroviridis* sp. nov., the teleomorph of *Trichoderma atroviride*. *Mycologia*, 95(1), 27-40. doi:10.1080/15572536.2004.11833129.
- Druzhinina, I.S., Kopchinskiy, A.G., & Kubicek, C.P. (2006). The first 100 *Trichoderma* species characterized by molecular data. *Mycoscience*, 47(2), 55-64. <https://doi.org/10.1007/S10267-006-0279-7>
- Elad, Y. (1994). Biological control of grape grey mould by *Trichoderma harzianum*. *Crop Protection*, 13(1), 35-38. doi:10.1016/0261-2194(94)90133-3.
- Elad, Y. (2000). Biological control of foliar pathogens by means of *Trichoderma harzianum* and potential modes of action. *Crop Protection*, 19(8), 709-714. doi:10.1016/S0261-2194(00)00094-6.
- Elad, Y., & Freeman, S. (2002). Biological control of fungal plant pathogens. En F. Kempken (Ed.), The Mycota, a comprehensive treatise on fungi as experimental systems for basic and applied research. 11 Agricultural Applications (pp. 93-109). Heidelberg, Alemania: Springer.
- Elad, Y., & Shtienberg, D. (1995). *Botrytis cinerea* in greenhouse vegetables: chemical, cultural, physiological and biological controls and their integration. *Integrated Pest Management Review*, 1(1), 15-29. doi:10.1007/BF00140331.
- Elad, Y., & Shtienberg, D. (1997). Integrated management of foliar diseases in greenhouse vegetables according to principles of a decision support system – Greenman. *IOBC WPRS Bulletin*, 20(4), 71-76.

- Elad, Y., & Zimand, G. (1991). Experience in integrated chemicalbiological control of grey mould (*Botrytis cinerea*). *WPRS Bulletin*, 14, 195-199.
- Elad, Y., & Zimand, G. (1992). Integration of biological and chemical control for grey mould. En K. Verhoeff, N. Malathrakias, & B. Williamson (Eds.), *Recent advances in Botrytis research* (pp. 272-276). Wageningen, Holanda: Pudoc Scientific Publishers.
- Elad, Y., Köhl, J., & Fokkema, N. J. (1994). Control of infection and sporulation of *Botrytis cinerea* on bean and tomato by saprophytic bacteria and fungi. *European Journal Plant Pathology*, 100(5), 315-336. doi:10.1007/bf01876443.
- Elad, Y., Zimand, G., Zags, Y., Zuriel, S., & Chet, I. (1993). Biological and integrated control of cucumber grey mould (*Botrytis cinerea*) under commercial greenhouse condition. *Plant Pathology*, 42(3), 324-332. doi:10.1111/j.1365-3059.1993.tb01508.x.
- Fravel, D. R. (2005). Commercialization and implementation of biocontrol. *Annual Review of Phytopathology*, 43, 337-359. doi:10.1146/annurev.phyto.43.032904.092924.
- Freeman, S., Minz, D., Kolesnik, I., Barbul, O., Zveibil, A., Maymon, M., ... & Elad, Y. (2004). *Trichoderma* biocontrol of *Colletotrichum acutatum* and *Botrytis cinerea* and survival in strawberry. *European Journal of Plant Pathology*, 110(4), 361-370. doi:10.1023/B:EJPP.0000021057.93305.d9.
- Fry W.E, Birch, P.R.J., Judelson, H.S. Grünwald, N., Danies, G., Everts, K.L., Gevens, A.J., Gugino, B.K., Johnson, D.A., Johnson, S.B., McGrath, M., Myers, K. L., Ristaino, J., Roberts, P. D., Secor, G., & Smart C.D. (2015). Five Reasons to consider *Phytophthora infestans* a reemerging pathogen. *Phytopathology*, 105(7), 966-981. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-01-15-0005-FI>
- Fulcher, M. R., Cummings, J. A., & Bergstrom, G. C. (2017). First report of an *Alternaria* leaf spot of wheat in the U.S.A. *Plant Disease*, 101(7), 1326-1326. doi:10.1094/PDIS-10-16-1541-PDN.
- Goettel, MS, Poprawski, T., Vandenberg, J., Li, Z., & Roberts, D.W. (1990). Seguridad de los agentes de biocontrol fúngicos para invertebrados no objetivo, en *Seguridad de Insecticidas Microbianos*, eds. M. Laird, L.A. Lacey y E.W. Davidson (Boca Ratón, FL: CRC Press), 209–231.
- Goldman, G. H., Temmerman, W., Jacobs, D., Contreras,R., Van Montagu, M., & Herrera-Estrella, A. (1993). A nucleotide substitution in one of the β -tubulin genes of

- Trichoderma viride* confers resistance to the antimitotic drug methyl benzimidazole-2-yl-carbamate. *Molecular and General Genetics*, 240(1), 73-80. doi:10.1007/bf00276886.
- Guetsky, R., Shtienberg, D., Elad, Y., & Dinoor, A. (2001). Combining biocontrol agents to reduce the variability of biological control. *Phytopathology*, 91(7), 621-627. doi:10.1094/PHYTO.2001.91.7.621.
- Harman, G. E., Howell, C. R., Viterbo, A., Chet, I., & Lorito, M. (2004). *Trichoderma* species — opportunistic, avirulent plant symbionts. *Nature Reviews Microbiology*, 2, 43-56. doi:10.1038/nrmicro797.
- Hiradate, S., Yoshida, S., Sugie, H., Yada, H., & Fujii, Y. (2002). Mulberry anthracnose antagonists (iturins) produced by *Bacillus amyloliquefaciens* RC-2. *Phytochemistry*, 61(6), 693-698. doi:10.1016/S0031-9422(02)00365-5.
- Hislop, E. C., & Cox, T. W. (1969). Effects of captan on the non-parasitic microflora of apple leaves. *Transactions of the British mycological society*, 52(2), 223-235. doi:10.1016/S0007-1536(69)80035-5.
- ISTH (2017). Hypocrea/Trichoderma diversity. List of known species described by 2006. <http://www.isth.info/biodiversity/index.php>.
- Jones, D. G. (1993). Exploitation of microorganisms. London, United Kingdom: *Springer science & business media*. doi:10.1007/978-94-011-1532-2.
- Kerling, L. C. P. (1958). De microflora of het blad van Beta vulgaris. *Tijdschrift Over Plantenziekten*, 64, 402-410. doi:10.1007/bf02137361.
- Knudsen, G. R., & Hudler, G. W. (1987). Use of a computer simulation model to evaluate a plant disease biocontrol agent. *Ecological Modelling*, 35(1-2), 45-62. doi:10.1016/0304-3800(87)90090-1.
- Kokalis-Burelle, N., Backman, P. A., Rodríguez- Kábana, R., & Ploper, L. D. (1992). Potential for biological control of early leafspot of peanut using *Bacillus cereus* and chitin as foliar amendments. *Biological Control*, 2(4), 321-328. doi:10.1016/1049-9644(92)90026-A.
- Korsten, L., De Villiers, E. E., Wehner, F. C., & Kotzé, J. M. (1997). Field sprays of *Bacillus subtilis* and fungicides for control of preharvest fruit diseases of avocado in South Africa. *Plant Disease*, 81(5), 455-459. doi:10.1094/PDIS.1997.81.5.455.

- Krauss, U., & Soberanis, W. (2002). Effect of fertilization and biocontrol application frequency on cocoa pod diseases. *Biological Control*, 24(1), 82-89. doi:10.1016/S1049-9644(02)00007-5.
- Kubicek, C. P., & Penttila, M. (1998). Regulation of production of plant polysaccharide degrading enzymes by *Trichoderma*. En G. E. Harman & C. P. Kubicek (Eds.), *Trichoderma and Gliocladium* (Chapter 3). Londres, Reino Unido: Taylor & Francis Ltd.
- Kumar, A., & Purohit, A. K. (2012). The role of indigenous knowledge in biological control of plant pathogens: Logistics of new research initiatives in J. M. Mérillon & K. G. Ramawat (Eds.), *Plant defence: Biological control* (pp. 161-194). Dordrecht, Holanda: Springer. doi:10.1007/978-94-007-1933-0_7.
- Landry, C., Bonnot, F., Ravigné, V., Carlier, J., Rengifo, D., . . . & Abadie, C. (2017). A foliar disease simulation model to assist the design of new control methods against black leaf streak disease of banana. *Ecological Modelling*, 359(C), 383-397. doi:10.1016/j.ecolmodel.2017.05.009.
- Lemanceau, P., Barret, M., Mazurier, S., Mondy, S., Pivato, B., ... Vacher, C. (2017). Chapter Five – plant communication with associated microbiota in the Spermosphere, Rhizosphere and Phyllosphere. *Advances in Botanical Research*, 82, 101-133. doi:10.1016/bs.abr.2016.10.007.
- Leveau, J. H. J. (2007). Microbia communities in the phyllosphere. En M. Riederer & C. Müller (Eds.), *Annual plant reviews 23: Biology of the plant cuticle* (pp. 334-367). New Jersey, EE. UU.: Blackwell Publishing Ltd. doi:10.1002/9780470988718.ch11.
- Lorito, M., Woo, S. L., Harman, G. E., & Monte, E. (2010). Translational research on *Trichoderma*: from omics to the field. *Annual Review of Phytopathology*, 48, 395-417. doi:10.1146/annurev-phyto-073009-114314.
- Mastouri, F., Björkman, T., & Harman, G. E. (2010). Seed treatment with *Trichoderma harzianum* alleviates biotic, abiotic, and physiological stresses in germinating seeds and seedlings. *Phytopathology*, 100(11), 1213-1221. doi:10.1094/PHYTO-03-10-0091.
- Meyer, K. M., & Leveau, J. H. J. (2012). Microbiology of the phyllosphere: a playground for testing ecological concepts. *Oecologia*, 168(3), 621-629. doi:10.1007/s00442-011-2138-2

- Montesinos, E., & Bonaterra, A. (2009). Pesticides, Microbial. En Reference module in life sciences (pp. 110-120). Oxford, Reino Unido: Elsevier. doi:10.1016/B978-0-12-809633-8.13087-0.
- Monzón, A. (2001). Producción, Uso y Control de Calidad de Hongos Entomopatógenos en Nicaragua. *Manejo Integrado de Plagas*, 63, 1-9. <https://es.scribd.com/document/350557156/Monzon-2001-hongos-entomopatogenos-pdf>
- Moreno, C. A., Cotes, A. M., & Vergara, E. G. (2007). Biological control of foliar diseases in tomato greenhouse crop in Colombia: selection of antagonists and efficacy tests. *IOBC WPRS Bulletin*, 30, 59.
- Moreno, C., & Cotes, A. (2006). Survival in the phylloplane of *Trichoderma koningii* and biocontrol activity against tomato foliar pathogens. *IOBC WPRS Bulletin*, 30, 557-561.
- Mukherjee, P. K., Horwitz, B. A., Singh, U. S., Mukherjee, M., & Schmoll, M. (2013). *Trichoderma* in agriculture, industry and medicine: an overview in P. K. Mukherjee, U. S. Singh, B. A. Horwitz, M. Schmoll, & M. Mukherjee (Eds.), *Trichoderma* biology and applications (pp. 1-9). CAB International. doi:10.1079/9781780642475.0001.
- Mukherjee, P., Sherkhane, P., & Murthy, N. (1999). Induction of stable benomyl-tolerant phenotypic mutants of *Trichoderma pseudokoningii* mtcc 3011, and their evaluation for antagonistic and biocontrol potential. *Indian Journal of Experimental Biology*, 37(7), 710-712.
- Nakano, M. M. & Zuber, P. (1998). Anaerobic growth of a Strict aerobe (*Bacillus subtilis*). *Annual Review of Microbiology*, 52, 165-190. doi:10.1146/annurev.
- O'Neill, T. M., Elad, Y., Shtienberg, D., & Cohen, A. (1996). Control of grapevine grey mould with *Trichoderma harzianum* T39. *Biocontrol Science and Technology*, 6(2), 139-146. doi:10.1080/09583159650039340.
- Ortuño, N., Castillo, J. A., Miranda, C., Claros, M., & Soto, X. (2017). The use of secondary metabolites extracted from *Trichoderma* for plant growth promotion in the Andean highlands. *Renew. Agric. Food Syst.* 32, 366–375.
- Perazzolli, M., Dagostin, S., Ferrari, A., Elad, Y., & Pertot, I. (2008). Induction of systemic resistance against *Plasmopara viticola* in grapevine by *Trichoderma harzianum* T39 and

- benzothiadiazole. *Biological Control*, 47(2), 228-234. doi:10.1016/j.biocontrol.2008.08.008.
- Perelló, A., & Mónaco, C. (2007). Reseña de status and progress of biological control of wheat (*Triticum aestivum* L.) foliar diseases in Argentina. *Fitosanidad*, 11(2), 85-105.
- Piggot, P. J., & Hilbert, D. W. (2004). Sporulation of *Bacillus subtilis*. *Current Opinion in Microbiology*, 7(6), 579-586. doi:10.1016/j.mib.2004.10.001. micro.52.1.165.
- Prabhakaran, N., Prameeladevi, T., Sathiyabama, M., & Kamil, D. (2015). Screening of different *Trichoderma* species against agriculturally important foliar plant pathogens. *Journal of Environmental Biology*, 36(1), 191. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/26536792/>.
- Rabindran, R., & Vidhyasekaran, P. (1996). Development of a formulation of *Pseudomonas fluorescens* PfALR2 for management of rice sheath blight. *Crop Protection*, 15(8), 715-721. doi:10.1016/S0261-2194(96)00045-2.
- Ruberson, J. R. (1999). Handbook of pest management. Nueva York, EE. UU.: CRC Press
- Saha, D., Kumar, R., Ghosh, S., Kumari, M., & Saha, A. (2012). Control of foliar diseases of tea with *Xanthium strumarium* leaf extract. *Industrial crops and products*, 37(1), 376-382. doi:10.1016/j.indcrop.2011.12.030.
- Samuels, G. J. (1996). *Trichoderma*: a review of biology and systematics of the genus. *Mycological Research*, 100(8), 923-935. doi:10.1016/S0953-7562(96)80043-8.
- Sawant, I. S., Wadkar, P. N., Ghule, S. B., Rajguru, Y. R., Salunkhe, V. P., & Sawant, S. D. (2017). Enhanced biological control of powdery mildew in vineyards by integrating a strain of *Trichoderma afroharzianum* with sulphur. *Biological Control*, 114, 133-143. doi:10.1016/j.biocontrol.2017.08.011.
- Scherm, H., Ngugi, H. K., Savelle, A. T., & Edwards, J. R. (2004). Biological control of infection of blueberry lowers caused by *Monilinia vaccinii-corymbosi*. *Biological Control*, 29(2), 199-206. doi:10.1016/S1049-9644(03)00154-3.
- Schuster, A., & Schmoll, M. (2010). Biology and biotechnology of *Trichoderma*. *Applied and Microbiological Biotechnology*, 87(3), 787-799. doi:10.1007/s00253-010-2632-1.
- Serrano, L., Manker, D., Brandi, F., & Cali, T. (2013). The use of *Bacillus subtilis* qst 713 and *Bacillus pumilus* qst 2808 as protectant fungicides in conventional application programs

- for black leaf streak control. *Acta Horticulturae*, 986. pp. 149-155. doi: 10.17660/ActaHortic.2013.986.15.
- Shafir, S., Dag, A., Bilu, A., Abu-Toamy, M., & Elad, Y. (2006). Honey bee dispersal of the biocontrol agent *Trichoderma harzianum* T39: effectiveness in suppressing *Botrytis cinerea* on strawberry under field conditions. *European Journal of Plant Pathology*, 116(2), 119-128. doi:10.1007/s10658-006-9047-y.
- Shores, M., Harman, G. E., & Mastouri, F. (2010). Induced systemic resistance and plant responses to fungal biocontrol agents. *Annual Review of Phytopathology*, 48, 21-43. doi:10.1146/annurev-phyto-073009-114450.
- Shtienberg, D., & Elad, Y. (1997). Incorporation of weather forecasting in integrated, biological-chemical management of *Botrytis cinerea*. *Phytopathology*, 87(3), 332-340. doi:10.1094/PHYTO.1997.87.3.332.
- Sivasithamparan, K., & Ghisalberti, E. (1998). Secondary metabolism in *Trichoderma* and *Gliocladium*. G. E. Harman & C. P. Kubicek (Eds.), *Trichoderma and Gliocladium* (pp. 139-191). Londres, Reino Unido: Taylor & Francis Ltd.
- Sultan, M. (2012). Biological control of leaf pathogens of tomato plants by *Bacillus subtilis* (strain FZB24): antagonistic effects and induced plant resistance. Bonn, Alemania: University of Bonn.
- Turnbull, P. C. (1996). *Bacillus*. En S. Baron (Ed.), *Barron's Medical Microbiology Medical Branch*. Texas, EE. UU.: University of Texas.
- Vidhyasekaran, P., Rabindran, R., Muthamilan, M., Nayar, K., Rajappan, K., ... Vasumathi, K. (1997). Development of a powder formulation of *Pseudomonas fluorescens* for control of rice blast. *Plant Pathology*, 46(3), 291-297. doi:10.1046/j.1365-3059.1997.d01-27.x.
- Whipps, J. M., McQuilken, M. P., & Budge, S. P. (1993). Use of fungal antagonists for biocontrol of damping-off and *sclerotinia* diseases. *Pestic Management Science*, 37(4), 309-313. doi:10.1002/ps.2780370402.
- Yarzabal Rodríguez, L., Álvarez Gutiérrez, P., Gunde-Cimerman, N., Ciancas, J., Gutiérrez-Cepeda, A., Fernández, A.M., Ocaña, & Batista-García, R. (2024). Exploring extremophilic fungi in soil mycobiome for sustainable agriculture amid global change. *Nat Commun.*, 15, 6951. <https://doi.org/10.1038/s41467-024-51223-x>

Control ecológico de plagas en cultivos hortícolas

Capítulo VI.

Estrategia ecológica para el control de plagas

Resumen

En este capítulo se describen los resultados de estudios realizados en los últimos nueve años en el control del mildiu vellosos de las Cucurbitáceas causada por el Oomycete *Pseudoperonospora cubensis*, el mildiu del tomate ocasionada por *Phytophthora infestans* (Mont.) De Bary, y la roya del maní causada por *Puccinia arachidis*. La estrategia ecológica desarrollada puede ser utilizada bajo condiciones de campo e invernadero. Los principios fundamentales de la estrategia ecológica desarrollada debe ser: *i.* Aplicación preventiva, *ii.* Usar diferentes fungicidas, *iii.* Debe haber de los fungicidas (sistémico – contacto), *iv.* Se puede usar microorganismos como los *Bacillus* spp. y *Trichoderma* sp. en vez del fungicida de contacto y *v.* no usar el fungicida sistémico en más de tres oportunidades en el ciclo del cultivo, para evitar desarrollo de resistencia del patógeno. Por lo que en esta estrategia se utilizan de manera racional moléculas químicas sistémicas, de contacto y microorganismos bacterianos benéficos comerciales como los *Bacillus* (*Bacillus subtilis*, *B. laterosporus*, *B. licheniformis*, *B. megaterium* y *B. pumilus*) y biofungicidas como la *Trichoderma* sp., que fueron aplicados en vez del fungicida de contacto, logrando productos de mejor calidad y un control eficiente del mildiu vellosos en los cultivos evaluados, obteniéndose una menor área bajo la curva de progreso relativa (ABCPr) en los tratamientos respecto del testigo (sólo agua), que fue altamente afectada, ocasionando pérdidas de al menos 30% en los cultivos evaluados.

Palabras clave: Oomycete, severidad, incidencia, área bajo la curva de progreso, volumen de fruto, peso de fruto.

Abstract

This chapter describes the results of studies conducted over the past nine years on the control of downy mildew in cucurbits caused by the oomycete *Pseudoperonospora cubensis*, tomato downy mildew caused by *Phytophthora infestans* (Mont.) De Bary, and peanut rust caused by *Puccinia arachidis*. The ecological strategy developed can be used under both field and greenhouse conditions. The fundamental principles of this strategy are: *i.* Preventive application, *ii.* Use of different fungicides, *iii.* Systemic and contact fungicides should be used, *iv.* Microorganisms such as *Bacillus* spp. and *Trichoderma* sp. can be used instead of contact fungicides, and *v.* Systemic fungicides should not be applied more than three times during the crop cycle to prevent the development of pathogen resistance. Therefore, this strategy rationally utilizes systemic and contact chemical molecules, as well as commercially available beneficial bacteria such as *Bacillus* (*Bacillus subtilis*, *B. laterosporus*, *B. licheniformis*, *B. megaterium*,

and *B. pumilus*) and biofungals such as *Trichoderma* sp., which were applied instead of contact fungicides. This resulted in higher quality products and efficient control of downy mildew in the evaluated crops. The treatments showed a smaller relative area under the progress curve (AUDPCr) compared to the control (water only), which was severely affected, causing losses of at least 30% in the evaluated crops.

Keywords: Oomycete, severity, incidence, area under the progress curve, fruit volume, fruit weight.

Introducción

Las hortalizas sufren muchos tipos de enfermedades, pero de los más importantes son los causados por lo mildius. En los países en desarrollo estas enfermedades son controladas con relativa facilidad mediante el empleo de fungicidas, pero en Ecuador como en otros países en desarrollo, el alto costo de los mismos limita su utilización. Esto es agravado por factores climáticos favorables para el desarrollo de estas enfermedades y continuidad del cultivo, desconocimiento de estrategias de aplicación de fungicidas apropiadas para el control, uso irracional de los fungicidas, y desconocimiento de los beneficios socioeconómicos que se logran con un buen control químico (Fernández-Northcote *et al.*, 1999).

Las estrategias deben ser efectivas, eficientes, económicas, y sensibles con el medio ambiente y la salud humana; sin embargo, ya no solamente se debe hablar de control químico, sino también y de manera más apropiada de un control ecológico para cultivares susceptibles, y/o resistentes.

Bases de la estrategia ecológica

Esta estrategia está basada en recomendaciones realizadas por Fernández- Northcote *et al.* (1999) con nuevas innovaciones para mejorarla y se basa en la aplicación de cinco componentes clave:

1. Aplicación preventiva
2. Uso de diferentes fungicidas
3. Alternancia de los fungicidas
4. Uso de microorganismos en vez del fungicida de contacto
5. No uso del fungicida sistémico en más de tres oportunidades en el ciclo del cultivo

Aplicación preventiva

Este es un componente clave de la estrategia, porque no se debe esperar a que se presente la enfermedad (síntomas y signos), debido a que los mildius, son enfermedades de efecto drástico, que una vez que se establecen, es difícil o casi imposible de controlarlos, y si se controlan son altamente costosos, porque demanda muchas aplicaciones de fungicidas y mano de obra. Se recomienda iniciar las aplicaciones con fungicida sistémico/contacto a los 10 días después del transplante, o al 80% de emergencia si el cultivo fue sembrado por semilla en campo.

Uso de diferentes fungicidas

En la estrategia química es posible utilizar diferentes fungicidas para el control del mildiu en hortalizas, que debe ser asociada a las diferentes fases del ciclo biológico del patógeno (Figura 6.1). Los fungicidas sistémicos cimoxanil (traslaminar) y

propamocarb traslaminar), fosetil-al, actúan sobre el micelio joven en el

haz y envés (2-3 días), pero no es efectivo cuando las plantas son afectadas más de 3 días (Figura 6.1). Los fungicidas sistémicos dimetomorf y las fenilamidas, son moléculas más modernas con actividad antiesporulante de mayor persistencia (mayor a 7 días).

Los fungicidas de contacto actúan en las primeras horas del primer contacto del esporangio con la superficie húmeda de la hoja o de otra parte aérea de la planta, en las fases de esporangio, liberación de zoosporas, germinación de zoosporas, formación del tubo germinativo, formación de apresorios, y penetración inicial. Los fungicidas cimoxanil, propamocarb y fosetil-al actúan en estas fases, y cuando los esporangióforos y esporangios salen a través de los estomas del envés. Una vez que el patógeno penetra en la planta actúan los fungicidas translaminares en la parte de la planta donde fueron depositados por la aplicación, y los fungicidas sistémicos acropétalos y basipétalos donde se movilizan luego de su aplicación y penetración en la planta.

Cuanto más joven, hidratada y vigorosa es la planta, la movilización de los fungicidas sistémicos será mejor, así como su persistencia de acción. Por ello, no es aconsejable la utilización de los fungicidas sistémicos en fases tardías del desarrollo del cultivo.

Es sumamente importante que el fungicida sistémico no sea aplicado en más de tres oportunidades en el ciclo del cultivo, para evitar el desarrollo y selección de poblaciones resistentes del patógeno a los fungicidas (Brent & Hollomon, 2007, Lucas *et al.*, 2015, Carmona *et al.*, 2017, Vielba-Fernández *et al.*, 2020, Carmona & Sutua, 2024).

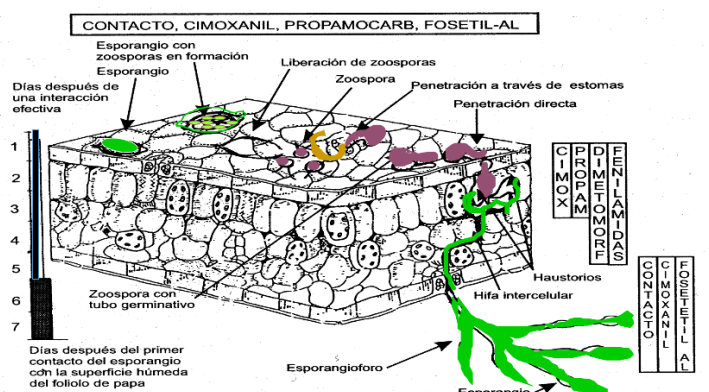


Figura 6.1. Uso de fungicidas asociada a fases del ciclo biológico del patógeno (Fernández-Northcote *et al.*, 1999)

Alternancia de fungicidas

La alternancia de las aplicaciones entre fungicidas sistémicos y de contacto es fundamental. Debido a los escasos recursos económicos del agricultor no se sugiere el uso de dos o más fungicidas sistémicos. Si un mayor número de agricultores en una zona determinada practiquen las estrategias, será conveniente la diversificación usando por lo menos dos sistémicos de grupos diferentes por campaña. Lo ideal sería utilizar una fenilamida o fosetil-Al los alternados con un sistémico de otro grupo, cuando la estrategia indique el turno para el sistémico.

Las aplicaciones de fungicidas se deben realizar usando las dosis recomendadas comercialmente, con una boquilla que produzca gotas finas y rociando bien la planta, especialmente la cara inferior de los folíolos (envés) para los fungicidas de contacto. Se debe evitar que el producto escurra al suelo a fin de ahorrar en el costo de aplicación y evitar la contaminación del medio ambiente.

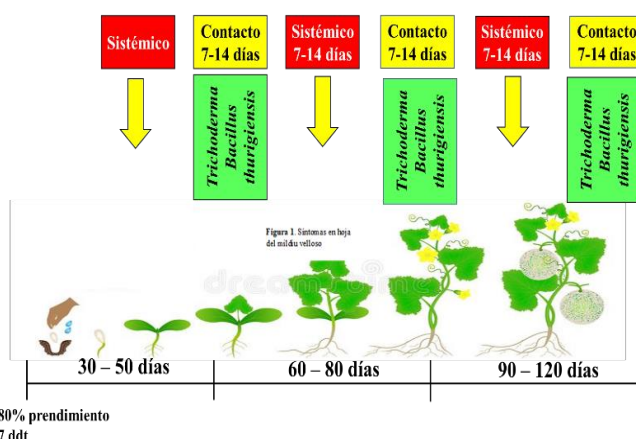
Iniciar la aplicación con un fungicida sistémico/contacto, luego de 7 a 14 días de intervalo aplicar el fungicida de contacto, continuar la aplicación alternada durante unas seis oportunidades (Gabriel *et al.*, 2021). La frecuencia de aplicación va a depender de las condiciones climáticas (temperatura y humedad); en zonas de lluvias frecuentes, es recomendable aplicar cada 7 días y si la zona no es lluviosa, se puede alargar la frecuencia de aplicación hasta los 14 días. Bajo condiciones óptimas para el mildiu, para lograr una buena producción los agricultores necesitan realizar entre 11 y 16 aplicaciones. Con la estrategia se reduciría a alrededor de 6 aplicaciones, es decir se reduciría a un 50% la cantidad de fungicidas a utilizarse. Además, la estrategia controla otras manchas foliares.

El uso racional de los fungicidas sistémicos protege la salud del agricultor al reducirse el número de aplicaciones a un 50%, protege al medio ambiente y contribuye a la superación socio-económica del agricultor.

Uso de microorganismos

Esta es una de las innovaciones más relevantes en la estrategia de control de patógenos en cultivos hortícolas. Consiste en utilizar microorganismos que pueden tener acción antagónica y/o competitiva para los patógenos (Köhl *et al.*, 2019). Estos microorganismos pueden ser aplicados en remplazo del fungicida de contacto. Para esto en primera instancia, se determinó si el fungicida sistémico afectaba al microorganismo.

En experimento realizados con hortalizas como el pepino (Gabriel *et al.*, 2020, Cantos & Gabriel, 2025), melón (Gabriel *et al.*, 2023, 2015), tomate (Gabriel *et al.*, 2021, Quimis y Gabriel, 2025) y maní (Castro & Gabriel, 2025) para el control de *Pseudoperonospora cubensis*, *Phytophthora infestans* y *Puccinia arachidis* en maní respectivamente, se utilizó dos microorganismos: *Bacillus* (*B. subtilis*, *B. laterosporus*, *B. licheniformis*, *B. megaterium* y *B. pumilus*) y *Trichoderma* sp., remplazando el fungicida de contacto. Se observó que los fungicida usados como el Metalaxyl + Mancozeb, en pepino, melón y tomate y Epoxiconazole 3,75 % + Metconazole 2,75 %, en maní, no le causaron ninguna toxicidad al microorganismo *Trichoderma* sp. Por lo que este microorganismo funcionó correctamente cuando se aplicó solo o en aplicaciones alternas con el fungicida sistémico (Figura 6.1). Adnan *et al.* (2019) mencionan que, las especies del



género *Trichoderma* son los antagonistas más utilizados para el control de enfermedades de las plantas causadas por hongos, debido a su rápido crecimiento en un gran número de sustratos, su amplia tolerancia al estrés abiótico, su rápida capacidad de colonización, su fácil establecimiento tras la inoculación y su suficiente capacidad para competir por el espacio y los nutrientes con los patógenos. Además, *Trichoderma* puede estimular el crecimiento de las plantas debido a su capacidad para producir reguladores del crecimiento vegetal, vitaminas y reciclar nutrientes como el P (fitato) y el Zn en el suelo (Li *et al.*, 2015).

En los experimentos mencionados, el fungicida sistémico no dañó a *Trichoderma*, ya que las aplicaciones fueron alternas, dejando pasar al menos una semana entre ellas. Además, algunas cepas de *Trichoderma* muestran resistencia o tolerancia a los fungicidas (Chaparro *et al.*, 2011, Silva *et al.*, 2018), aunque esta propiedad en particular no se probaron en los experimentos que hemos realizado.

Observamos que la aplicación de una combinación de bacterias del género *Bacillus* (*B. subtilis*, *B. laterosporus*, *B. licheniformis*, *B. megaterium* y *B. pumilus*) y *Trichoderma* sp., con sus equivalentes químicos permitió reducir el uso de fungicidas al menos en un 50 % de las aplicaciones. El modo de acción puede basarse en la producción de moléculas antibióticas, ya que es bien sabido que las especies de *Bacillus* son productoras eficaces de moléculas

antibióticas (Raaijmakers *et al.*, 2002, Stein, 2005) y compuestos volátiles antifúngicos (Kai *et al.*, 2009).

Las investigaciones que hemos realizado, para el control de los mildius como *Pseudoperonospora cubensis* y *Phytothora infestans* en pepino, melón y tomate respectivamente, mostraron que con la aplicación alternada de un fungicida sistémico con *Trichoderma* y/o *Bacillus*, tuvo una respuesta estadística favorable en el buen control del mildiu (Tabla 6.1), con Áreas Bajo la Curva de Progreso la Enfermedad relativa (ABCPEr) menores que el testigo y similares al tratamiento con sólo químicos (Gabriel *et al.*, 2020, Gabriel *et al.*, 2021, Gabriel *et al.*, 2023, Cantos & Gabriel, 2025, Quimis y Gabriel, 2025).

Tabla 6.1.

Comparación del ABCPEr de la estrategia química y ecológica para el control del mildiu en hortalizas.

No.	Tratamiento	ABCPEr		
		Pepino	Melón	Tomate
1	Fungicida sistémico (Metalaxyl-Macozeb) 2.5 g/L + fungicida de contacto (Clorotalonil) 2.5 cc/L (aplicación alternada)	11,89 a	13,58 a	0,55 ab
2	Fungicida sistémico (Metalaxyl-Macozeb) 2.5 g/ L + <i>Bacillus</i> . 3 cc/L (aplicación alternada)	21,34ab	15,38 a	0,43 a
3	Fungicida sistémico (Metalaxyl-Macozeb) 2.5 g/L + <i>Trichoderma</i> sp. 3 cc/L (aplicación alternada)	12,10 a	13,46 a	0,47 ab
4	CustomBio B5. 3 cc/L.	21,34 ab		
5	<i>Trichoderma</i> sp. 3 cc/L.	20,27 ab		
6	Testigo (sólo aplicación de agua)	29,84 c	46,95 b	0,62 b

ABCPEr: Área bajo la curva de progreso de la enfermedad relativa

En el cultivo de maní (Castro & Gabriel, 2025), se observó un comportamiento similar a lo descrito. En la Tabla 6.2, se observa que los tratamientos con los microorganismos (*Trichoderma* sp. y *Bacillus subtilis*) fueron sobresalientes y controlaron adecuadamente a la roya del maní (*Puccinia arachidis*).

Tabla 6.2.

ABCPEr de la estrategia química y ecológica para el control de la roya en maní.

No.	Tratamientos	ABCPEr
1	Fungicida sistémico Duett Plus (Epoxiconazole 3,75 % + Metconazole 2,75 %) 2,5 mL/L + Fungicida de contacto (Clorotalonil) 2,5 mL/L (aplicación alternada).	8,61 a
2	Fungicida sistémico Duett Plus (Epoxiconazole 3,75 % + Metconazole 2,75 %) 2,5 mL/L + DUO Plus (<i>Trichoderma</i> spp.) 3 mL/L (aplicación alternada).	8,49 a
3	Fungicida sistémico (Metalaxil-Mancozeb) 2,5 g/L + Máximo (<i>Bacillus subtilis</i>) 3 mL/L (aplicación alternada).	8,45 a
4	<i>Trichoderma</i> 3 mL/L (aplicación alternada).	8,38 a
5	<i>Bacillus thuringiensis</i> 3 mL/L (aplicación alternada).	8,39 a
6	Testigo (agua)	11.38 b

ABCPEr: Área bajo la curva de progreso de la enfermedad relativa

Estos experimentos sugieren que los microorganismos utilizados, no fueron afectados por los fungicidas y mostraron una actividad fungistática y/o fungotóxica importante contra los mildius. Además, en todos los casos hubo una mejora sustancial en los caracteres morfo-agronómicos y productivos (rendimiento y calidad de frutos) de los cultivos en los cuales se aplicó las estrategias. Por lo que, estas experiencias mostraron que es factible reemplazar el fungicida de contacto por microorganismos, que pueden ser antagonistas (fungistáticos y/o fungitoxicos) o competidores de los patógenos, dando lugar a lo que se ha denominado como “*estrategia ecológica para control de plagas*”. Para un conocimiento más detallado de la metodología y los resultados, sugerimos se lean los artículos científicos publicados.

Recientemente en investigaciones realizadas en la parroquia 24 de Mayo y la parroquia Julcuy de la Provincia Jipijapa en maíz se utilizó dos microorganismos para el control del gusano cogollero (GC) (*Spodoptera frugiperda*), *Bacillus thuringiensis* (Bt) y *Beauveria bassiana* (Bb), y una mezcla de ambos microorganismos (Lino y Vera, 2021, Gabriel *et al.*, 2026). Los resultados determinaron que Bb fue el mejor tratamientos con un menor porcentaje de daño, respecto del testigo (sin tratamiento) (Tabla 6.3).

Tabla 6.3. ANVA y medias para variables morfo-agronómicas en maíz, para control de *Spodoptera frugiperda*.

ANVA

FV	gl	Cuadrados medios					
		Psev	Pinc	ADP	NDEN	ADT	AF
Tra	3	27,59 *	304,92 ns	3176,28 **	2,43 **	0,64 ns	2,03 **
Rep	3	8,41 *	74,25 ns	1117,96 **	0,74 ns	2,38 ns	2,11 **
Error	9	4,03	191,58	131,78	0,23	1,74	0,15
Total	15						
CV		4,84	17,60	4,57	3,57	7,43	3,97

Comparación de medias

Tra	n	Psev	Pinc	ADP	NDEN	ADT	AF
<i>Bb</i>	4	38,87 a	80,50 a	271,49 a	13,98 a	18,01 a	10,05 a
<i>Bt</i>	4	40,01 a	86,00 a	268,01 a	13,81 a	17,97 a	10,34 a
NEEM	4	42,18 ab	66,00 a	210,32 b	12,25 b	17,81 a	8,73 b
Testigo	4	44,83 b	82,00 a	255,25 a	13,43 a	17,15 a	9,97 a
DSH		4,43	30,55	25,34	1,05	2,91	0,85

Psev: porcentaje de severidad, Pinc: porcentaje de incidencia, ADP: altura de planta, NDEN: número de entrenudos, ADT: ancho de tallo (mm), AF: área foliar (cm²), *Bb*: *Beauveria bassiana*, *Bt*: *Bacillus thuringiensis*, Neem: aceite de neem. Medias con la misma letra no son significativamente diferentes (P<0,05). DSH: Diferencia significativa honesta (Fuente: Gabriel *et al.*, 2026)

El análisis de las medias de los tratamientos mediante la prueba múltiple de Tukey (P<0,05) (Tabla 6.4), mostró que y *Bb* fue el mejor tratamiento para NHPM con 15,12 líneas y NDGPM con 549, 02 granos, respecto del testigo con 14,24 hileras y 496,53 granos respectivamente. Las variables TDM, P100G y PDM no fueron significativos, pero se observó una tendencia de mejor PDM (279,03 g) con el tratamiento de *Bb*, comparado con el testigo que tuvo un PDM de 249,48 g.

Tabla 6.4. ANVA y de medias para variables productivas en maíz, para control de *Spodoptera frugiperda*.

<i>ANVA</i>							
FV	gl	Cuadrados medios					
		NHPM	NDGPM	TDM	ADM	P100G	PDM
Tra	3	0,66*	2380,22 *	1,35 ns	1,49	0,68 ns	0,47 ns
Rep	3	0,16 ns	581,39 ns	1,13 ns	2,63	11,69 ns	0,63 ns
Error	9	0,15	411,93	0,44	1,48	5,48	0,41
Total	15						
CV		2,63	3,93	3,56	2,71	5,54	3,92
<i>Análisis de medias</i>							
Tra	n	NHPM	NDGPM	TDM	ADM	P100G	PDM
Bb	4	15,12 a	549,02 a	19,33 a	45,66 a	42,68 a	279,03 a
Bt	4	14,96 ab	523,04 ab	18,57 a	45,00 a	41,79 a	262,99 a
NEEM	4	14,49 ab	499,55 b	17,95 a	44,23 a	42,12 a	273,22 a
Testigo	4	14,24 b	496,53 b	18,88 a	44,60 a	42,58 a	249,48 a
DSH		0,85	44,8	1,47	44,60 a	5,17	45,51

NHPM: número de hileras de grano por mazorca, NDGPM: número de granos por mazorca, TDM: tamaño de mazorca (cm), ADM: ancho de mazorca (cm), P100G: peso de 100 granos, PDM: peso de mazorca (g). Medias con la misma letra no son significativamente diferentes ($P < 0,05$). (Fuente: Gabriel *et al.*, 2026)

Referencias

- Adnan, M., Islam, W., Shabbir, A., Khan, K.A., Ghramh, H.A., Huang, Z., Chen, H.Y.H., & Lu, G.D. (2029). Plant defense against fungal pathogens by antagonistic fungi with *Trichoderma* in focus. *Microb Pathogenesis*, 129, 7–18. <https://doi.org/10.1016/j.micpath.2019.01.042>
- Brent, K.J., & Hollomon, D.W. (2007). Fungicide resistance: the assessment of risk, fungicide resistance action committee a Technical Sub-Group of Croplife International, Brussels, Belgium.
- Brown, S., Koike, S.T., Ochoa, O.E., Laemmlen, F., & Michelmore, R.W. (2004) Insensitivity to the Fungicide Fosetyl-Aluminum in California Isolates of the Lettuce Downy Mildew Pathogen, *Bremia lactucae*. *Plant Dis.*, 88(5), 502-508. doi: 10.1094/PDIS.2004.88.5.502.
- Cantos, R., & Gabriel, J. (2025). Desarrollo de una estrategia ecológica para el control del mildiu vellosa (*Pseudoperonospora cubensis* Berkeley et Curtis) en pepino en la Comuna Joa. [Tesis Ing. Agropecuaria, Universidad Estatal del Sur de Manabí, Jipijapa, Ecuador]. <https://repositorio.unesum.edu.ec/handle/53000/7374>

- Carmona, M. Sautua, F., & Reis, E., M. (2017). Fungal resistance to fungicides in field crops: a growing problem worldwide. P. 149-192 in P. Pérez-Rodríguez, D. Soto-Gómez e I. de la Calle (Eds.) Fungicides: Perspectives, Resistance Management and Risk Assessment. Nova Science Publishers, Inc. New York. USA.
- Carmona, M., & Sautua, F. (2024). XII.1. Conceptos de manejo integrado de las enfermedades de las plantas in Sosa, M.C., Fitopatología general, Asociación Argentina de Fitopatólogos, Buenos Aires, Argentina. <https://aafitopatologos.com.ar/wp-content/uploads/2025/08/FITOPATOLOGIA-GENERAL-3-1.pdf>
- Castro, M., & Gabriel, J. (2025). Control ecológico de enfermedades de maní (*Arachis hypogaea* L.) en la Parroquia Campozano. [Tesis Agropecuaria, Universidad Estatal del Sur de Manabí, Jipijapa, Ecuador]. <https://repositorio.unesum.edu.ec/handle/53000/7998>
- Chaparro, A.P., Carvajal, L.H., & Orduz, S. (2011). Fungicide tolerance of *Trichoderma asperelloides* and *T. harzianum* strains. *Agr Sci.*, 2, 301–307. <https://doi.org/10.4236/as.2011.23040> 30.
- Fernández-Northcote, E., Navia O., & Gandarillas, A. (1999). Bases de la estrategia de control químico del tizón tardío de la papa, desarrolladas por PROINPA en Bolivia. *Revista Latinoamericana de la Papa*, 11, 1-25. <https://pdfs.semanticscholar.org/e359/f6278fb4ee4e791fa204d784a3bdcba0a366.pdf>
- Gabriel, J. (Ed.) (2021). Libro verde: Agro-UNESUM Informa. Producción de hortalizas de calidad en condiciones de invernadero. Editorial Grupo Compas, Universidad Estatal del Sur de Manabí, Guayaquil, Ecuador. 212 p. https://www.researchgate.net/publication/350327892_Libro_verde_Agro_-UNESUM_informa
- Gabriel, J. Murillo, E., Ayón, F, Carlos, Delvalle, I., & Castillo, J. (2020). Development of an ecological strategy for the control of downy mildew (*Pseudoperonospora cubensis*) in cucumber cultivation (*Cucumis sativus* L.). *Bionatura*, 5(2), 1101-1105. doi. 10.21931/RB/2020.05.02.3
- Gabriel, J., Briones, J., Morán, J., Narváez, W., Vera, M., Burgos, G., & Flores, H. (2023). Desarrollo de una estrategia química y orgánica para el control del mildiu vellosa (*Pseudoperonospora cubensis* Berkeley et Curtis) en melón. *Agrosilvicultura Y Medioambiente*, 1(2), 4–13. <https://doi.org/10.47230/agrosilvicultura.medioambiente.v1.n2.2023.4-13>

- Gabriel, J., Pincay, G., Burgos, G., & Morán, G. (2026). Uso de insecticidas naturales y biocontroladores en el control del gusano cogollero del maíz (*Spodoptera frugiperda* J. E. Smith). *Centro Sur Agraria*, 1(28), 1-16 (aprobado para publicación)
- Kai, M., Haustein, M., Molina, F., Petri, A., Scholz, B. & Piechulla, B. (2009). Bacterial volatiles and their action potential. *Appl Microbiol Biot.*, 81, 1001–12. <https://doi.org/10.1007/s00253-008-1760-3>
- Köhl, J., Kolnaar, R., & Ravensberg, W.J. (2019). Mode of Action of Microbial Biological Control Agents Against Plant Diseases: Relevance Beyond Efficacy. *Front Plant Sci.*, 210, 845. doi: 10.3389/fpls.2019.00845.
- Li, R.X., Cai, F., Pang, G., Shen, Q.R., Li, R. & Chen, W. (2015). Solubilisation of phosphate and micronutrients by *Trichoderma harzianum* and its relationship with the promotion of tomato plant growth. *PLoS ONE*, 10:e0130081. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0130081>
- Lino, M.E., & Vera M.B. (2021). Desarrollo de estrategias Agroecológicas para el control de gusano cogollero (*Spodoptera frugiperda*) en maíz (*Zea mays* L.) en el Chial, 24 de mayo. *Revista Alcance*, 4(2), 1-12. <http://alcance.unesum.edu.ec/index.php/alcance/index>
- Lucas, J.A., Hawkins, N.J., & Fraaije, B.A. (2025). The evolution of fungicide resistance. *Adv Appl Microbiol.*, 90, 29-92. doi: 10.1016/bs.aambs.2014.09.001.
- Quimis, Y., & Gabriel, J. (2025). Desarrollo de una estrategia ecológica para el control del mildiu de tomate (*Phytophthora Infestans* (Mont) De Bary) en la comuna Joá, Jipijapa. [Tesis Ing. Agropecuaria, Universidad Estatal del Sur de Manabí, Jipijapa, Ecuador].
- Raaijmakers, J.M., Vlami, M., & de Souza, J.T. (2002). Antibiotic production by bacterial biocontrol agents. *Anton Leeuw.*, 81, 537–547. <https://doi.org/10.1023/A:1020501420831>.
- Silva, M.A.F. da, Moura, K.E. de, Moura, K.E. de, Salomão, D., & Patricio, F.R.A. (2018). Compatibility of *Trichoderma* isolates with pesticides used in lettuce crop. *Summa Phytopathol.*, 44, 137–42. <https://doi.org/10.1590/0100-5405/176873>
- Stein, T. (2005). *Bacillus subtilis* antibiotics: structures, syntheses and specific functions. *Mol Microbiol.*, 56, 845–57. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2958.2005.04587.x>

Vielba-Fernández, A., Polonio, Á., Ruiz-Jiménez, L., de Vicente, A., Pérez-García, A., & Fernández-Ortuño, D. (2020). Fungicide Resistance in Powdery Mildew Fungi. *Microorganisms*, 8(9), 1431. <https://doi.org/10.3390/microorganisms8091431>

ISBN: 978-9942-53-192-6



Compás
capacitación e investigación