

Capítulo 17

El control biológico en un contexto de manejo integrado de enfermedades

Chapter 17

Biological control in the context of integrated plant diseases management

Alba Marina Cotes,¹ Yigal Elad²

¹ Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria (AGROSAVIA)

² Department of Plant Pathology and Weed Sciences, ARO,
The Volcani Center

Contenido

| | |
|---|-----|
| Introducción | 798 |
| Elementos básicos y componentes del manejo integrado de enfermedades..... | 798 |
| El suelo como fundamento del manejo integrado de plagas..... | 800 |
| Resistencia genética..... | 801 |
| Control por los microbiomas, resistencia inducida y <i>priming</i> | 802 |
| Diversidad botánica inter e intraespecífica | 806 |
| Rotación de cultivos | 807 |
| Control cultural, mecánico, físico y óptico | 808 |
| Implementación del manejo integrado de enfermedades..... | 809 |
| Consideraciones finales y conclusiones..... | 812 |
| Agradecimientos | 813 |
| Referencias | 814 |

Resumen

El suelo es un sistema biológico complejo y dinámico que constituye el pilar fundamental del manejo integrado, debido a las relaciones que en él existen entre la diversidad microbiana, por una parte, y su funcionamiento y estabilidad, por otra. El manejo integrado de enfermedades consiste en la utilización oportuna de diferentes componentes que representan otras tantas tácticas adecuadas para el cultivo. Estos componentes incluyen la selección y preparación del terreno, el control biológico, el uso de cultivares resistentes, la resistencia inducida, el *priming*, la rotación de cultivos, la diversidad botánica y genética (inter e intraespecífica), la modificación del medio ambiente y, si es necesario, la aplicación de plaguicidas. Estos componentes deben aplicarse de manera coordinada e integrada para maximizar sus beneficios y deben ser compatibles con las prácticas culturales esenciales para el cultivo; sin embargo, la integración de los diferentes componentes exige un alto nivel, es intensiva en conocimiento técnico, experiencia y destreza, y requiere de una mejor comunicación con los productores y de tecnologías innovadoras que mejoren la efectividad del programa de manejo. Aquí discutimos los enfoques y métodos disponibles, identificamos algunos de los desafíos y oportunidades, y recomendamos la interacción entre científicos de diferentes disciplinas, asistentes técnicos y productores, para desarrollar e implementar programas de manejo integrado de enfermedades.

Palabras clave

Biodiversidad, control biológico, fitopatógenos, prácticas culturales, resistencia, suelo

Abstract

Soil is a complex and dynamic biological system that constitutes a fundamental pillar of integrated management due to relationships between microbial diversity and soil functioning, as well those between its stability and microbial diversity. Integrated Disease Management consists of timely use of a combination of different strategies and tactics suitable for cultivation. These include site selection and preparation, biological control, use of resistant cultivars, induced resistance, priming, crop rotation, inter- and intra-specific botanical diversity, modification of the environment, and application of pesticides, if necessary. These components must be applied in a coordinated integrated manner to maximize their benefits and must be compatible with the cultural practices essential for maximizing the crop yield. However, the integration of the different components is knowledge intensive and requires communication with users and innovative technologies that improve the effectiveness of the management program. Here we discuss approaches and methods available, we identify some of the challenges and opportunities and recommend interaction among scientists from different disciplines, technical assistants and producers to develop and implement integrated disease programs.

Keywords

Biodiversity, biological control, cultural practices, plant pathogens, resistance, soil

Introducción

El manejo integrado de plagas (MIP) aplicado a las enfermedades vegetales (también llamado manejo integrado de enfermedades [MIE]) comprende el uso de todas las estrategias disponibles para garantizar al productor rendimiento y calidad aceptables, a un menor costo, y que sean compatibles con principios de sostenibilidad ambiental. Un programa exitoso de MIE depende del sistema de producción del cultivo objetivo, en el que el manejo de enfermedades debe alinearse con las prácticas de manejo de insectos plaga y malezas, con el manejo de la fertilización y con las demás actividades que requiera el cultivo.

Este programa agrupa varios requerimientos: la selección de variedades apropiadas; un método de trasplante que minimice el estrés; un sistema de producción de plántulas o material de siembra de alta calidad; un plan de riego que minimice la humedad de las hojas y la saturación de agua en el suelo; un programa de fertilización que permita el desarrollo óptimo de la planta, sin estimular la aparición de enfermedades; el uso de densidades de siembra adecuadas; el manejo del dosel de las plantas que brinde circulación de aire; la optimización en la aplicación de los plaguicidas químicos que se requieran; el monitoreo efectivo de las enfermedades y, finalmente, un procedimiento de recolección y manejo de los residuos de cosecha y por supuesto un programa de cosecha y poscosecha que mantengan la calidad del producto y maximicen su vida útil (Paret, Dufault, Momol, Marois, & Olson, 2015).

El MIE, como aproximación holística, busca controlar las plagas implicadas en el desarrollo de enfermedades (fitopatógenos, insectos, etc.) usando los métodos disponibles que sean adecuados para el cultivo, con aplicaciones mínimas de plaguicidas (Dent, 2000; Peshin & Dhawan, 2009), dado que el propósito no es el de erradicarlas sino de mantenerlas por debajo del nivel de daño económico (Smith & Van den Bosch, 1967; Stern, Smith, Van den Bosch, & Hagen, 1959). Esta aproximación reduce la exposición de agricultores y consumidores a la toxicidad generada por la mayoría de los plaguicidas y al riesgo de desarrollo de resistencia de estas plagas frente a los plaguicidas utilizados.

El MIE implica que haya compatibilidad entre al menos dos componentes de fitoprotección. En el sentido amplio de la palabra y desde una perspectiva holística, el MIE debe ir más allá de la suma de diferentes componentes individuales de fitoprotección. Este concepto consiste en explotar la sinergia que resulta de combinar métodos tradicionales y nuevos, tanto para el control, como para la prevención, lo que permite optimizar las soluciones para la protección de cultivos (Stenberg & Muola, 2017). Sin embargo, para lograrlo, es necesario contar con equipos de trabajo multidisciplinarios, que puedan llevar a cabo programas de investigación interdisciplinaria y transdisciplinaria (Smith & Van den Bosch, 1967; Stern et al., 1959). A continuación, se ampliará la información sobre los principales componentes del MIE, así como sus aplicaciones prácticas, tendencias, limitantes y oportunidades.

Elementos básicos y componentes del manejo integrado de enfermedades

Los principales elementos individuales del MIE son los siguientes: el control biológico (discutido ampliamente en este libro en los capítulos 1-12, 19 y 20); la resistencia genética de las plantas (Mitchell, Brennan, Graham, & Karley, 2016; Stenberg, 2017; Stenberg

& Muola, 2017); la resistencia inducida y el *priming*, por el que la planta se prepara para un posible ataque y que representa una estrategia adaptativa que mejora la capacidad defensiva de las plantas (Cotes, Cárdenas, & Pinzón, 2001; Jacqmin, Cotes, Lepoivre, & Semal, 1993;

Rosenthal & Berenbaum, 2012); la diversidad botánica y genética inter e intraespecífica; la rotación de cultivos; las prácticas de control cultural, mecánico, físico y óptico (trampas de color, coberturas plateadas, etc.), y los plaguicidas químicos (figura 17.1), que solo deben aplicarse cuando sea necesario (Stenberg & Muola, 2017).

Las prácticas de manejo de enfermedades en plantas se basan en anticipar la aparición de la enfermedad y atacar puntos vulnerables en el ciclo de vida del patógeno. Para un manejo efectivo de cualquier enfermedad, es esencial un entendimiento exhaustivo de su epidemiología, incluyendo los factores climáticos y ambientales que la afectan y de las necesidades de manejo cultural de la planta (Maloy, 2005). Un

programa de MIE debe tener en consideración las siguientes actividades: 1) la prevención, que consiste en restringir la entrada de patógenos en los campos a través de materiales de siembra, agua de riego, trabajadores y herramientas; 2) el monitoreo constante del cultivo para localizar la presencia de síntomas de enfermedades y de los vectores, cuando los haya; 3) el diagnóstico preciso de las enfermedades; 4) el desarrollo de umbrales de daño y de acción aceptables, que es posible si se comprende el efecto de una enfermedad y su impacto sobre el rendimiento del cultivo, y 5) la selección óptima de los componentes de manejo específicos para la enfermedad, teniendo en cuenta su historial en el campo de cultivo y los componentes de manejo del cultivo. Este último aspecto es muy relevante para evaluar el riesgo en la producción; la toma de decisiones

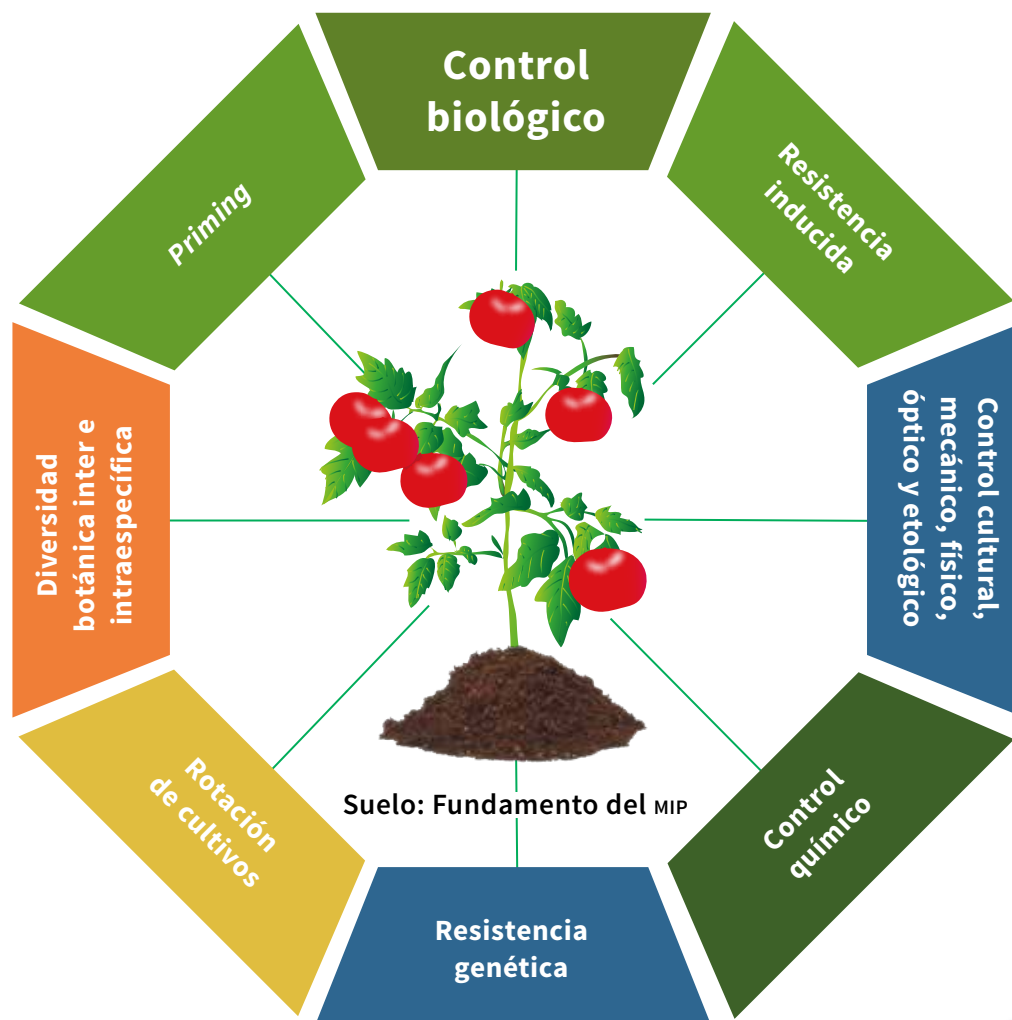


Figura 17.1. Principales componentes del manejo integrado de enfermedades.

Fuente: Elaboración propia

respecto al uso de control cultural, resistencia genética de la planta huésped, control biológico y químico debe basarse en las condiciones específicas de la enfermedad por controlar (Paret et al., 2015).

El suelo como fundamento del manejo integrado de plagas

El suelo alberga más de una cuarta parte de todas las especies vivas en la tierra, incluyendo las bacterias, Archaea, hongos, protozoos, algas y ciertos animales como rotíferos (Bhattarai, Bhattarai, & Pandey, 2015). Se estima que 1 g de suelo seco contiene hasta 1.000 millones de células bacterianas conformadas por decenas de miles de taxones, hasta 200 millones de hifas fúngicas y una amplia variedad de ácaros,

nematodos, lombrices y artrópodos (Bardgett, 2005; Roesch et al., 2007) (figura 17.2). Esta diversidad oculta contribuye a la biomasa terrestre total y está íntimamente ligada con la biodiversidad aérea (Fierer Strickland, Liptzin, Bradford, & Cleveland, 2009; Wardle et al., 2004). En los últimos años, varios estudios han demostrado que las actividades antropogénicas (el cambio de uso del suelo o la intensificación agrícola, con la consecuente sobreutilización de agroquímicos y que frecuentemente mata muchos organismos) han reducido la abundancia microbiana y faunística y, en consecuencia, la diversidad general de los organismos del suelo (De Vries et al., 2013; Helgason, Daniell, Husband, Fitter, & Young, 1998), lo que puede afectar numerosas funciones del ecosistema, como la adquisición de nutrientes por las plantas y el reciclaje de recursos entre las comunidades (De Vries et al., 2013; Helgason et al., 1998; Van der Heijden, Bardgett, & Van Straalen, 2007; Wall, Bardgett, & Kelly, 2010).

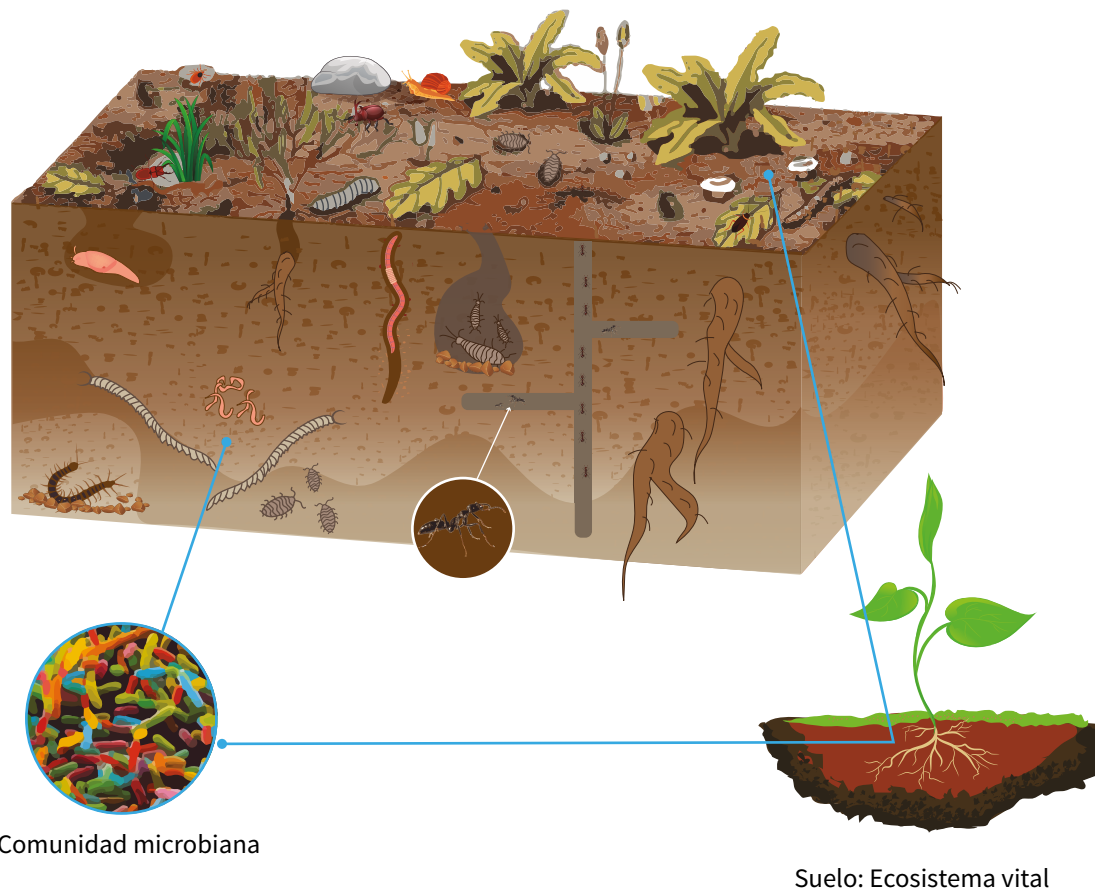


Figura 17.2. Suelo saludable con capacidad continua para funcionar como un ecosistema vital que sustenta plantas, animales y humanos.

Fuente: Elaboración propia

Sin embargo, de un estimado de un trillón de especies microbianas, solo el 1% ha sido identificado (Locey & Lennon, 2016), lo que da cuenta del grave riesgo de pérdida de biodiversidad, si se continúa con la destrucción de los microorganismos en los agroecosistemas; esto, además, podría afectar la salud vegetal y, por ende, la producción agrícola. Las comunidades microbianas en el suelo consisten en una muy amplia gama en diferentes estados fisiológicos. Los microorganismos en el suelo son frecuentemente clasificados como activos, viables, vivos, inactivos, pasivos, moribundos y muertos (Johnsen, Jacobsen, Torsvik, & Sørensen, 2001). Los microorganismos activos componen entre el 0,1 y el 2% de la biomasa microbiana total, y muy raramente exceden el 5%. No obstante, la fracción de microorganismos potencialmente activos, es decir, los viables y vivos que están listos para utilizar los sustratos disponibles en pocas horas, son mucho más numerosos y constituyen entre un 10% y un 40% (hasta un 60%) de la biomasa microbiana total (Blagodatskaya & Kuzyakov, 2013).

Los microorganismos activos están involucrados en la utilización continua de sustratos y productos bioquímicos asociados a sus transformaciones. Los microorganismos viables potencialmente activos se encuentran en estado de alerta fisiológica (De Nobili, Contin, Mondini, & Brookes, 2001; Raubuch, Behr, Roose, & Joergensen, 2010) y pueden empezar a utilizar sustratos en cuestión de minutos o en pocas horas. Los microorganismos vivos, pero en estado inactivo, en condiciones normales no contribuyen a dichos procesos, pero pueden hacerlo bajo ciertas circunstancias cuando se producen alteraciones en el suelo, mientras que los microorganismos muertos (incluidas las células lisadas y los residuos microbianos) no contribuyen directamente en ningún proceso, pero afectan la rotación de C y N como fuentes de nutrientes fácilmente disponibles. Todas estas partes de la biomasa microbiana total son cruciales para evaluar las funciones del suelo y pueden sufrir variaciones de acuerdo con las condiciones ambientales, el uso del suelo y las prácticas de manejo (Blagodatskaya & Kuzyakov, 2013).

Resistencia genética

En su mayoría, los cultivares modernos incluyen genes de resistencia directa o indirecta. Investigaciones recientes

han encontrado que muchos de esos genes muestran importantes rasgos de resistencia que son compartidos con sus plantas silvestres relacionadas (Muola et al., 2017; Tamiru et al., 2011). En muchos casos, la resistencia es de naturaleza multigénica y pleotrópica, que regula muchos mecanismos, lo que constituye un desafío para los mejoradores; por esta razón, en muchos casos no ha habido éxito en este tipo de mejoramiento, ya que, además, las plantas mejoradas deben mantener las características de productividad y las exigidas por el mercado. Por ejemplo, los compuestos volátiles y el néctar extrafloral son defensas comunes de las plantas silvestres, pero su potencial aún no se ha utilizado en los cultivos, a pesar de que podrían utilizarse para el control de insectos plaga y de enfermedades. La emisión de olores y la secreción de néctar son rasgos multigénicos, y la expresión de estos rasgos en los cultivos modernos ha cambiado, debido a la domesticación de las plantas. En ese sentido, Stenberg, Heil, Åhman y Björkman (2015) proponen que, en el mejoramiento genético de los cultivos, se tengan en cuenta las interacciones tritróficas y la resistencia directa mediada por volátiles a herbívoros y patógenos, ya que muchos volátiles de plantas naturales tienen propiedades antifúngicas o repelentes. Este tema se amplía en los capítulos 19 y 23 de este libro.

La resistencia intrínseca de las plantas no solo afecta a las plagas (fitopatógenos, insectos), sino también a los agentes de control biológico (Chen, Gols, Stratton, Brevik, & Benrey, 2015; Stenberg et al., 2011; Stenberg et al., 2015). Sin embargo, todavía se desconoce en gran medida cómo la resistencia de las plantas se afecta en presencia y ausencia de agentes de control biológico (Peterson, Ode, Oliveira-Hofman, & Harwood, 2016).

Un problema importante en la agricultura moderna es la rápida evolución de las plagas contra la resistencia de los cultivares (Ayliffe, Singh, & Lagudah, 2008; Delmas et al., 2016; Gassmann et al., 2014). Investigaciones recientes sugieren que las razas de plagas capaces de romper la resistencia de las plantas pueden ser controladas con agentes de control biológico (Liu et al., 2014). El espacio para tener una resistencia duradera con control biológico se abrió hace 27 años, cuando Gould, Kennedy y Johnson (1991) sugirieron que los agentes de control biológico pueden retrasar la evolución de la resistencia en las plagas al disminuir su aptitud diferencial entre cultivares resistentes y susceptibles. Esta hipótesis se comprobó en experimentos en brócoli

transformado con el gen que expresa la toxina Cry1Ac de *Bacillus thuringiensis*, contra *Plutella xylostella* y sus escarabajos depredadores (Liu et al., 2014). Como se predijo, el herbívoro presentó resistencia a la toxina Cry1Ac mucho más lentamente en presencia de los escarabajos biocontroladores que en ausencia de estos. Se podría presumir, entonces, que también se pueda presentar este fenómeno en presencia de microorganismos biocontroladores de enfermedades. A pesar de las posibilidades de aumentar la durabilidad de la resistencia de los cultivos mediante la combinación con el control biológico, esta opción ha recibido muy poca atención por parte de los investigadores en MIP.

Por otra parte, en la nueva era de la ecología y con el avance tecnológico de vanguardia, los fitomejoradores buscan nuevas fuentes de variabilidad en las plantas, gracias a los estudios sobre el microbioma, ya que el material genético vegetal se debe considerar no solo como un individuo en su nivel genómico, sino como una entidad genética que comprende su genoma microbiano asociado. Estos estudios han dado lugar al concepto de “holobionte” (Rosenberg & Zilber-Rosenberg, 2016; Zilber-Rosenberg & Rosenberg, 2008), que representa el conjunto del individuo vegetal con sus simbioses viviendo y funcionando como una unidad (Bordenstein & Theis, 2015; Theis et al., 2016), y que tiene la capacidad de replicar y transmitir su composición genética (Booth, 2014; Van Opstal & Bordenstein, 2015). El fenotipo del complejo simbiótico se rige por su holobioma u hologenoma que comprende los genomas vegetal y microbiano (Bordenstein & Theis, 2015; Guerrero, Margulis, & Berlanga, 2013). Es necesario considerar, entonces, la importancia del microbioma en el material de siembra, en las semillas y en la rizosfera, como elementos que tienen efectos directos sobre la salud y la productividad de las plantas (Berendsen, Pieterse, & Bakker, 2012; Berg, Grube, Schlöter, & Smalla, 2014a; Berg, Rybakova, Grube, & Koberl, 2016; Pieterse, de Jonge, & Berendsen, 2016). En el capítulo 4 de este libro se amplía este tema.

Control por los microbiomas, resistencia inducida y priming

Tanto el MIP como el MIE deben tener como objetivo común buscar la sostenibilidad de los sistemas de

producción agrícola y reducir su impacto ambiental. Dentro de ese contexto, el control biológico, entendido de forma amplia, está en el centro de esta filosofía; por lo tanto, no debe incluir solamente a las plagas por controlar, sino que debe tener como punto de partida la preservación de la salud del suelo, que se define como su capacidad para funcionar como un ecosistema vivo. Así pues, un suelo saludable mantiene una comunidad diversa de organismos que ayudan a controlar enfermedades, insectos y malezas; además de formar asociaciones simbióticas beneficiosas con raíces de plantas, reciclar nutrientes esenciales de plantas y mejorar la estructura del suelo, tiene efectos positivos en la retención de humedad y en la retención de nutrientes para mejorar la producción agrícola y para mantener o aumentar la fijación de carbono, lo que ayuda a mitigar el cambio climático (United States Department of Agriculture [USDA], 2018).

Microorganismos biocontroladores

Como ya se mencionó, en este libro se hace un análisis detallado de los diferentes microorganismos biocontroladores, utilizados en el control de enfermedades, desde su aislamiento y evaluación de eficacia, hasta el desarrollo de bioplaguicidas y puesta en el mercado. Estos temas se amplían en los capítulos 1 a 4, 11, 12, 16, 17, 19, 20 y 23.

El microbioma vegetal también constituye una parte fundamental del MIE. Este tema fue profundizado en el capítulo 4 de este libro. Dicho microbioma incluye la comunidad microbiana que interactúa con las plantas y puede sobrevivir dentro o fuera de los tejidos vegetales, con profundos efectos sobre la germinación de las semillas, el vigor de las plántulas, la nutrición, la salud de las plantas y el desarrollo del sistema inmune innato (Berg, Grube, Schlöter, & Smalla, 2014b; Mendes, Garbeva, & Raaijmakers, 2013; Schikora, Schenk, & Hartmann, 2016). La composición de las comunidades microbianas es específica del huésped y está relacionada con su estado de salud (Berg et al., 2014b). Los desequilibrios causados por la aplicación de las prácticas de manejo del cultivo inducen perturbaciones en las especies microbianas que lo componen y pueden provocar enfermedades (Berg et al., 2014a), por lo

que para restablecer o mantener la salud del huésped se pueden aplicar soluciones biológicas que respalden la capacidad biocontroladora de fitopatógenos. En estos se incluyen los probióticos, los microorganismos simbióticos y los agentes de control biológico (De Vrese & Schrezenmeir, 2008). Dicho microbioma puede ser mediado por la planta huésped y ser transgeneracional (Mitter et al., 2017; Orozco-Mosqueda, Rocha-Granados, Glick, & Santoyo, 2018). No obstante, aún falta mucho conocimiento para entender las interacciones multitróficas del microbioma, por lo que no ha sido posible desarrollar su potencial con miras al desarrollo de métodos más eficaces y sostenibles para el manejo de enfermedades.

El término “probiótico vegetal” se utiliza para referirse a aquellos microorganismos que viven naturalmente en un ambiente y suprimen patógenos (Hu et al.,

2016). La definición de las comunidades probióticas efectivas debe estar basada en la caracterización de su funcionamiento. Al respecto, se ha demostrado que el aumento de la diversidad de los consorcios probióticos aumenta la supervivencia de la comunidad en el microbioma rizosférico que es naturalmente diverso, lo que lleva a una mayor supresión de patógenos, a través de la competencia intensificada de recursos y la interferencia con el patógeno. Sin embargo, todavía no está claro cuántas cepas se deben elegir para construir consorcios probióticos eficaces, por lo que el estudio y definición de las pautas ecológicas que los regulan podrían llevar en el futuro a avances importantes en la ingeniería de microbiomas (Hu et al., 2016). Tal conocimiento del microbioma multitrófico y sus interacciones tiene el potencial de ser utilizado para el desarrollo de un manejo más eficaz y sostenible de las enfermedades de las plantas (figura 17.3).

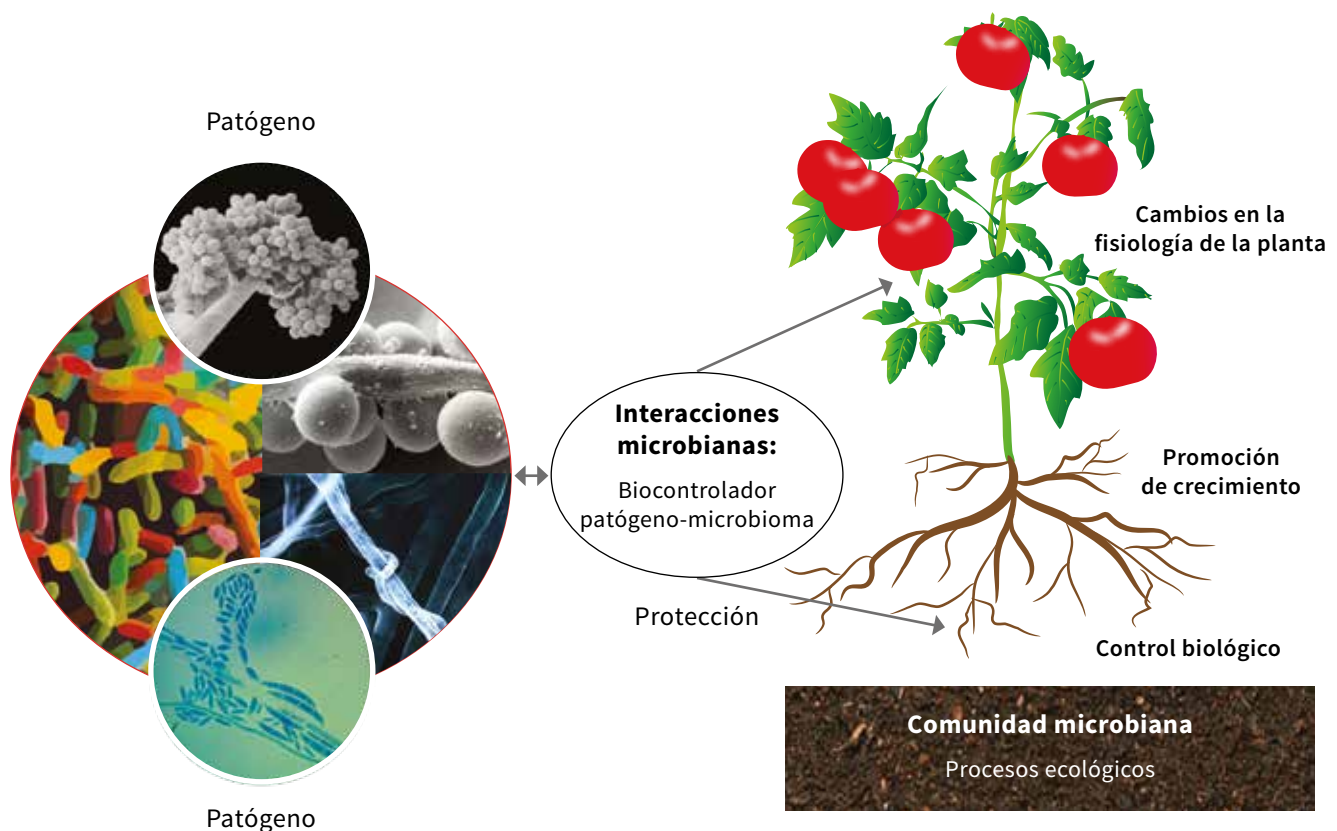


Figura 17.3. Interacciones microbianas y su relación con el control biológico de fitopatógenos.

Fuente: Elaboración propia

Resistencia inducida

Otro elemento individual del MIE es la resistencia inducida, si se tiene en cuenta que las plantas frecuentemente responden a la exposición a agentes físicos, patógenos y agentes de control biológico (Perazzolli, Roatti, Bozza, & Pertot, 2011; Regliński et al., 2012; Tucci, Ruocco, De Masi, De Palma, & Lorito, 2011; Yoshioka, Ichikawa, Naznin, Kogure, & Hyakumachi, 2012; Da Rocha & Hammerschmidt, 2005; Lyon, 2007), o químicos (Kessler & Ian, 2004), activando mecanismos de defensa. En términos generales, la resistencia inducida se puede dividir en dos principales tipos: 1) resistencia sistémica adquirida (SAR, por sus siglas en inglés) y 2) resistencia sistémica inducida (ISR, por sus siglas en inglés). La primera es inducida por fitopatógenos y ciertos compuestos químicos (por ejemplo, acibenzolar-S-metil, ASM) y es mediada por un proceso dependiente del ácido salicílico (SA) (Spoel & Dong, 2012), mientras que la ISR se desarrolla como resultado de la colonización de las raíces de las plantas por rizobacterias promotoras de crecimiento (PGPR) o por otros biocontroladores tales como *Trichoderma* spp. Este tipo de resistencia está mediada por el jasmonato (JA) y etileno (ET) (Moreno et al., 2009; Spoel & Dong, 2012).

El primer inductor químico de resistencia reconocido fue el probenazol, registrado como Oryzmate en 1975, en Japón; posteriormente, se han desarrollado muchos otros, dentro de los que se destacan el acibenzolar-S-metil (ASM) registrado como Bion y como Actigard (Syngenta); Milsana (Extracto de *Reynoutria sachalinensis*; KHH BioScience); Elexa (quitosán; SafeScience) y Messenger (proteína harpina) registrado por Plant Health Care (Walters, Ratsep & Havis, 2013). La creciente investigación en este tema ha permitido el descubrimiento de las propiedades inductoras de resistencia de agentes tales como el benzotriazol (Katz, Thulke, & Conrath, 1998), el ácido β -aminobutírico (BABA) (Oostendorp, Kunz, Dietrich, & Staub, 2001), el ácido salicílico y el 2,6-ácido dicloroisonicotínico (Kauss, Theisinger-Hinkel, Mindermann, & Conrath, 1992), la sacarina (Srivastava, George, Marois, Wright, & Walker, 2011), el fosfito de potasio (Pinto, do Nascimento, de Souza-Gomes, da Silva, & dos Reis-Miranda, 2012), la tiamina (Pushpalatha, Sudisha, Geetha, Amruthesh,

& Shekar-Shetty, 2011), el biocarbón o *biochar* por su nombre en inglés (carbono vegetal calcinado en condiciones anaerobias) (Elad et al., 2010), el silicio (Shetty et al., 2012) y muchos otros (Walters et al., 2013). Además, en la actualidad a muchos de los bioplaguicidas registrados se les atribuyen propiedades de inducción de resistencia sistémica, tema que se amplía en los capítulos 1, 2 y 3 de este libro.

A pesar de lo promisorio de la resistencia inducida como estrategia de fitoprotección, es necesario considerar varios factores que pueden limitar su implementación. Uno de ellos es que el genotipo huésped puede afectar su expresión (Resende et al., 2002; Tucci et al., 2011). Asimismo, en muchos casos se ha demostrado que la defensa de plantas es costosa en términos metabólicos, pues requiere energía por parte de la planta, ocasionando reducción de su desarrollo (Herms & Mattson, 1992). En términos prácticos de control de la enfermedad, la frecuencia de la aplicación de los inductores es una consideración crucial, siendo ideal en general aquellos que tengan un efecto de larga duración, ya que requieren de menos aplicaciones; pero este no es siempre el caso, ya que la resistencia de las plantas frecuentemente es de corta duración. Otra consideración importante es el tipo de aplicación que se debe hacer, pues en ocasiones se requieren varias aplicaciones al follaje o a las raíces, lo que implica alto consumo del producto. Los tratamientos de semillas son una alternativa útil, ya que pueden proporcionar protección a las plantas jóvenes durante un período vulnerable en su desarrollo y requieren menor gasto del producto. Este tema se amplía en los capítulos 1, 2 y 20 del presente libro.

Priming

Las plantas también pueden ser “vacunadas” mediante la exposición a factores que inducen resistencia, lo que las prepara (*priming*, por el término en inglés) ante un posible ataque de un agente biótico o ante una situación de estrés abiótico. Este fenómeno está marcado por una activación mejorada de los mecanismos de defensa inducida. Estímulos de fitopatógenos, artrópodos, biocontroladores, productos químicos y señales abióticas pueden desencadenar el establecimiento de

priming actuando como señales de advertencia (Mauch-Mani, Baccelli, Luna, & Flors, 2017; Pineda, Kaplan, & Bezemer, 2017; Walters & Fountaine, 2009). Tras la percepción del estímulo, ocurren cambios en la planta a nivel fisiológico, transcripcional, metabólico y epigenético. En un desafío posterior, la planta efectivamente presenta una respuesta de defensa más rápida o más fuerte que define su estado de preparación dispuesto ante el desafío, respondiendo en general con una mayor resistencia o tolerancia al estrés (Balmer, Pastor, Gamir, Flors, & Mauch-Mani, 2015; Goellner & Conrath, 2008; Martinez-Medina et al., 2016). Ahmad, Gordon-Weeks, Pickett y Ton (2010) sugieren que la mayoría de los fenómenos de resistencia inducida están basados en una combinación de inducción directa y de *priming*. La respuesta de la planta relacionada con el *priming* puede ser duradera y mantenerse durante todo su ciclo de vida, e incluso se puede transmitir a las siguientes generaciones, por lo que representa un tipo de memoria inmunológica vegetal (Mauch-Mani et al., 2017).

El *priming* inducido mediante el tratamiento de semillas es de gran valor, especialmente para cultivos que puedan sufrir el ataque temprano de fitopatógenos y de insectos plagas. Si este efecto es duradero, se reduciría la necesidad de tratamientos adicionales de protección de cultivos (biocontroladores, elicitors o plaguicidas químicos). Además, la posibilidad de lograr efectos transgeneracionales, como han sugerido varios autores, garantizaría mayor duración del fenómeno. Al respecto, Worrall et al. (2011) demostraron efectos a largo plazo del *priming* cuando trataron semillas con ácido jasmónico y con ácido β -aminobutírico (BABA). Para explicar este fenómeno sugirieron modificaciones epigenéticas que ocurren en los genes de tejidos embrionarios durante la imbibición de las semillas, lo que concuerda con efectos transgeneracionales de resistencia inducida demostrados en *Arabidopsis thaliana*, tomate y cebada (Luna, Bruce, Roberts, Flors, & Ton, 2012; Rasmann et al., 2012; Slaughter et al., 2011; Walters & Paterson, 2012). Al respecto, Luna et al. (2012) también encontraron que la progenie de *Arabidopsis* inoculada con la bacteria patógena *Pseudomonas syringae* pv. tomate (PstDC3000) estaba preparada para activar los genes de defensa inducible relacionados con el ácido salicílico, siendo

dicha progenie más resistente al hongo patógeno *Hyaloperonospora arabidopsidis* y a PstDC3000. Este SAR transgeneracional sugiere una base epigenética del fenómeno.

El *priming* es una estrategia efectiva para combatir estrés biótico y abiótico, que representa un enfoque potencial para mejorar la protección fitosanitaria en los sistemas agrícolas (Walters et al., 2013). Aunque el *priming* rara vez conduce al control completo de los fitopatógenos, frecuentemente reduce su severidad (Kuč, 1982). Como hay una urgente necesidad de nuevas estrategias que no dependan de plaguicidas químicos o de genes únicos de resistencia, la explotación de la capacidad del sistema inmune de la planta, en combinación con otras estrategias, puede tener el potencial para lograr una mejor protección de los cultivos. El atractivo del *priming*, a diferencia de la inducción directa de defensas, es que no ocasiona costos importantes para su implementación (Van Hulten, Pelsler, Van Loon, Pieterse, & Ton, 2006), ya que frecuentemente el tratamiento se aplica a las semillas o las plántulas antes de llevarlas al sitio definitivo. Por ejemplo, trabajos recientes de Worrall et al. (2011) demostraron que el tratamiento de semillas de tomate con JA y plantas tratadas con BABA mejoraron la defensa contra insectos plaga y contra patógenos. Asimismo, plantas cultivadas a partir de semillas tratadas con JA tuvieron aumento de una amplia resistencia contra el ataque de ácaros, orugas, áfidos y también contra el hongo patógeno necrótrofo *Botrytis cinerea*. De otra parte, Jacqmin et al. (1993) y Cotes et al. (2001) demostraron que el tratamiento de semillas de cohombro y de tomate con el hongo *Trichoderma koningiopsis* Th003 (antes *Trichoderma koningii*) fue suficiente para activar el *priming* y ejercer un control efectivo del volcamiento (*damping off*), producido por *Pythium splendens* y *Rhizoctonia solani*, respectivamente.

Además, el trasplante de “suelo saludable” que contiene microorganismos benéficos también puede inducir el *priming* y así activar las respuestas de defensa de las plantas (Pineda et al., 2017). Se ha demostrado que la supresividad microbiana del suelo puede ser transferida mezclando proporciones de suelo supresivo (1-10% p/p) con un suelo conductivo, lo que indica que la supresividad del suelo se debe a las comunidades microbianas reclutadas por la raíz, que pueden ejercer

un control directo o indirecto de los fitopatógenos, en este último caso, mediante la inducción de resistencia (Klein, Ofek, Katan, Minz, & Gamliel, 2012; Mendes et al., 2011; Postma, Scheper, & Schilder, 2010).

La investigación sobre la vacunación de plantas en el contexto del MIP es aún limitada (Moya-Elizondo & Jacobsen, 2016). En general, los efectos del *priming* y la inducción de resistencia dependen del genotipo de la planta (Paparella et al., 2015). Por ejemplo, las gramíneas Hordeae, como el trigo, la cebada, el centeno y la avena, pueden ser vacunadas contra una variedad de herbívoros utilizando al hongo *Epichloë*, que produce metabolitos secundarios tipo alcaloides; sin embargo, los efectos de *Epichloë* pueden ser positivos o negativos, dependiendo del genotipo de la planta y de los intereses de los agricultores y ganaderos, ya que la toxicidad a insectos herbívoros también se extiende a ganado vacuno y a humanos (Simpson et al., 2014). Estos hallazgos brindan a los mejoradores nuevas oportunidades para optimizar los efectos de la vacunación de las plantas, pero muestran que es necesario tener en consideración la importancia de tratar las semillas o el material de propagación durante la etapa de producción de material de siembra, para garantizar efectos positivos.

Una posible desventaja del *priming* es que, bajo circunstancias específicas, los estados epigenéticos no pueden transmitirse a la progenie o podrían mostrar heredabilidad parcial dentro de una población. No obstante, el conocimiento de la existencia del *priming* abre oportunidades para explorar nuevos elicitores, analizar nuevos epialelos metaestables o explorar nuevas combinaciones de tratamientos que conduzcan al *priming* (Ramírez-Carrasco, Martínez-Aguilar, & Alvarez-Venegas, 2017). Un posible riesgo es que la inducción de las defensas de las plantas o *priming* no solo afecte a las plagas, sino también a los organismos benéficos cuando estos son expuestos a dichas respuestas de defensa (Thaler, Olsen, & Kaplan, 2015). Por lo tanto, algunos agentes de control biológico podrían ser introducidos a las semillas y a las plántulas en viveros para su vacunación y antes de que sean expuestas a otros agentes de control biológico durante el cultivo. Es posible también que haya sinergias entre la vacunación de las plantas y el control biológico, pero estas sinergias están casi completamente inexploradas y son objetivos de investigación.

Teniendo en cuenta la importancia de integrar diferentes componentes de control dentro de un manejo integrado, la combinación de elicitores y fungicidas químicos con agentes biocontroladores puede resultar en una alta respuesta de control. Este tipo de aproximaciones ya han sido demostradas, como en la combinación en tomate de acibenzolar-S-metil (ASM) con *Pseudomonas fluorescens* (Pf2), que resultó más eficiente en el control de *Ralstonia solanacearum* que cualquiera de los agentes aplicados individualmente (Abo-Elyousr, Ibrahim, & Balabel, 2012). Esta sinergia también fue demostrada por Myresiotis, Karaoglanidis, Vryzas y Papadopoulou-Mourkidou (2012), al evaluar cuatro bioplaguicidas comerciales a base de *Bacillus* spp. combinados con ASM o con un fungicida químico en el cultivo de tomate, obteniendo un control significativamente mayor contra la pudrición de corona y de raíz causadas por *Fusarium oxysporum* f. sp. *radicislycopersici*, en comparación con cualquiera de los tratamientos aplicado solo. Es necesario, por lo tanto, desarrollar nuevos enfoques de manejo integrado para controlar las enfermedades de las plantas, en los que la resistencia inducida ofrezca la posibilidad de lograr un control duradero y de amplio espectro.

Diversidad botánica inter e intraespecífica

Los monocultivos con uniformidad genética son propensos a favorecer el aumento de nuevas variantes de insectos plaga o de patógenos por su misma homogeneidad genética (Andow, 1983). Por lo tanto, la introducción de diversidad botánica y genética intra e interespecífica en los campos de cultivo es una estrategia que permite reducir las pérdidas (Brooker et al., 2015; Cardinale et al., 2006). Esta estrategia incluye la mezcla de diferentes variedades en el mismo campo. Por ejemplo, en China, utilizando diversidad genética del cultivo de arroz, se han logrado reducir los brotes de piriculariosis (*Magnaporthe oryzae*) en un 94 %, e incrementar los rendimientos en un 89 %, en relación con el monocultivo (Zhu et al., 2000).

Al respecto, en Colombia, para el control de la roya del café, el Centro Nacional de Investigaciones de

Café (Cenicafé) desarrolló la variedad Colombia, que fue liberada en 1983 y sigue siendo resistente después de más de 30 años de haber sido entregada a los caficultores y sembrada comercialmente. Su logro se alcanzó mediante el uso de la diversidad genética como estrategia de resistencia durable de tipo multilineal. En este caso, cuando alguna raza del patógeno ataca uno o varios componentes de dicha variedad multilineal, los otros permanecen sanos, pues tienen factores de resistencia no compatibles con la nueva raza del patógeno. Esta variedad multilineal también ofrece otro factor de protección, ya que actúa como barrera frente a la dispersión de la roya, “diluyendo” su ataque. De esta manera, plantas susceptibles a la enfermedad pueden permanecer con niveles bajos de infección, en medio de poblaciones resistentes (Moreno & Alvarado, 2000).

El cultivo simultáneo de múltiples especies se ha utilizado a lo largo de la historia y sigue siendo común entre los agricultores de pequeñas propiedades en los trópicos. Un beneficio de esta práctica es el control de las enfermedades. En una investigación fenomenológica de más de 200 estudios, al comparar la enfermedad en monocultivos y en cultivos intercalados, principalmente debido a hongos foliares, se concluyó que en cultivos intercalados se redujeron las enfermedades en un 73%. Los mecanismos por los cuales los cultivos asociados afectan la dinámica de estas enfermedades incluyen la alteración del viento, la lluvia y la dispersión de los vectores; la modificación del microclima, especialmente de la temperatura y humedad; cambios en la morfología y fisiología del huésped; la inhibición directa de patógenos, y la perturbación de los procesos de diseminación del inóculo entre plantas. La comprensión de todos los mecanismos que llevan a la reducción de las enfermedades y sus interacciones permitirá mejorar el sistema de cultivos asociados para que no solo sea usado por pequeños productores, sino también por agricultores industriales (Boudreau, 2013).

En las comunidades naturales, las enfermedades están limitadas en parte por la diversidad de especies (Burdon, Thrall, & Ericson, 2006; Knops et al., 2002). Vandermeer (1992), en su libro sobre la ecología de los cultivos intercalados, menciona más de 57 combinaciones, lo que refleja la gran diversidad de sistemas utilizados que tienen lugar principalmente

en los trópicos, en donde los cultivos asociados son el método preferido entre los pequeños productores (Lithourgidis, Dordas, Damalas, & Vlachostergios, 2011). Si los cultivos asociados son un medio efectivo de supresión de enfermedades, como lo sugieren y demuestran numerosos estudios —y estamos satisfechos de que sea tan sostenible y ampliamente aplicable—, entonces se esperaría una mayor adopción, que no necesariamente ha sucedido a gran escala (Boudreau, 2013). Popularizar esta práctica depende de los científicos, quienes deben descubrir y comprender la naturaleza precisa de esta herramienta subutilizada, y de los transferidores que deben ofrecerla a los agricultores, demostrándole sus beneficios.

Rotación de cultivos

La rotación de cultivos es una práctica eficaz para controlar las enfermedades de las plantas (Walker, 1969). Los patógenos fúngicos y bacterianos que pueden sobrevivir solo en los residuos de cosecha son los más adecuados para su manejo mediante la rotación de cultivos, porque pueden sobrevivir en ausencia de las plantas hospedantes y cuando los desechos ya se hayan descompuesto. Los organismos visitantes por corto plazo se llaman “invasores” o “patógenos transitorios del suelo”, y varían en el período de tiempo en el que pueden sobrevivir; por lo tanto, su control depende del número de rotaciones y de su duración (McGrath, 2012).

Si se asume lo demostrado por varios autores, en el sentido de que el cultivo repetido de una misma especie vegetal permite la acumulación de fitopatógenos, las rotaciones permitirían la reducción del inóculo patogénico o de su actividad. Por ejemplo, el monocultivo de frijol repetido resultó en brotes severos de pudrición de la raíz causada por *Fusarium* en Estados Unidos (Burke & Kraft, 1974; Snyder, Schroth, & Christou, 1959). Asimismo, Burke y Kraft (1974) señalaron que la incidencia de pudrición de la raíz y el volcamiento causados por *Fusarium* y *Pythium* era alta en un campo cuando el frijol se plantó continuamente durante 15 años, mientras que estas dos enfermedades no se detectaron en un campo cercano, donde el frijol nunca se había

cultivado previamente. En estudios posteriores, se demostró un aumento de la bacteria biocontroladora *Pseudomonas* sp. en suelos que habían rotado, en los que hubo control de las mencionadas enfermedades, demostrándose una relación entre la rotación y la supresividad observada en campo (Huang, Kodama, Akashi, & Konno, 2002).

La rotación de cultivos, además de afectar las comunidades microbianas asociadas a las plantas, también afecta la estructura y la dinámica del suelo. Por otra parte, los microorganismos responden a la genética de la planta huésped, a las características del suelo y a las condiciones climáticas (Garbeva, Van Veen, & Van Elsas, 2004; Lehman et al., 2015). Las especies microbianas que viven muy cerca de o en asociación con las plantas están directamente influenciadas por la arquitectura de la raíz, así como por las características químicas de sus exudados (Berg & Smalla, 2009).

La rizosfera alberga un número elevado de microorganismos activos en comparación con el resto del suelo, incluidos los patógenos, los microorganismos benéficos y los saprotrofos (Philippot, Raaijmakers, Lemanceau, & Van der Putten, 2013; Schippers, Bakker, & Bakker, 1987). Dichos microorganismos benéficos pueden promover la salud y el crecimiento de las plantas a través de diferentes mecanismos que incluyen la producción de análogos de las hormonas vegetales; la estimulación de respuestas de resistencia sistémica contra fitopatógenos y otras plagas; actividad biocontroladora directa contra los patógenos, y la movilización y solubilización de nutrientes requeridos por la planta (Compant, Duffy, Nowak, Clément, & Barka, 2005). En un estudio desarrollado por Dias, Dukes y Antunes (2014), se demostró que la rotación de cultivos diversifica y beneficia las especies presentes en el suelo, mediante el enriquecimiento de taxones microbianos que promueven el crecimiento de los cultivos.

Control cultural, mecánico, físico y óptico

Antes de establecer el cultivo, es primordial asegurar que el área geográfica sea adecuada, con base en la calidad del suelo y en la idoneidad del clima, pero debe

considerarse que en muchos casos el clima idóneo para el cultivo puede también ser adecuado para el desarrollo del patógeno. Por ejemplo, la antracnosis de frijol es de común ocurrencia en áreas húmedas, por lo que se recomienda plantarlo en zonas secas (Razdan & Sabitha, 2009).

Las prácticas de control cultural tienen como objetivo reducir el inóculo inicial o reducir la tasa de progreso de la enfermedad, mediante la modificación del ambiente de cultivo. Muchas prácticas ayudan a reducir la incidencia y la severidad de las enfermedades. Estas prácticas incluyen la selección de materiales de siembra libres de patógenos; la orientación de la siembra para mejorar la exposición a los rayos solares y reducir las corrientes de aire; las podas y el raleo, para eliminar las fuentes de infección y mejorar la aireación dentro y alrededor de plantas susceptibles; la nutrición adecuada, un método de cultivo apropiado para mejorar el crecimiento de las raíces y evitar daños a las plantas, y el uso de procedimientos sanitarios para eliminar las fuentes de inóculo y el manejo del agua tanto en la planta como en el suelo (Maloy, 2005).

Por ejemplo, el uso de riego por goteo en lugar de riego por aspersión permite reducir el agua libre en el follaje, que propicia el desarrollo de patógenos foliares (Paret et al., 2015), y la humedad alta del suelo promueve el desarrollo de patógenos oomycetes tales *Phytophthora* spp. (Lloyd, Benson & Ivors, 2014); además, el agua de riego puede contener propágulos de estos patógenos (Sánchez & Gallego, 2001). El exceso de agua daña las raíces al privarlas de oxígeno y crea condiciones que favorecen la infección por ciertos patógenos del suelo. El manejo del riego basado en las necesidades de la planta puede crear un ambiente desfavorable para la supervivencia del patógeno y para el desarrollo de la enfermedad. Evitar áreas bajas y usar tensiómetros u otros dispositivos para programar el riego también ayuda a controlar la enfermedad (Zotarelli, Dukes, Liu, Simonne, & Agehara, 2017).

Asimismo, la nutrición de las plantas puede reducir algunas enfermedades; verbigracia, los fertilizantes con mayor proporción de nitratos (NO_3) que de nitrógeno amoniacal (NH_4) ayudan a reducir la incidencia de la marchitez por *Fusarium oxysporum*

en el tomate (Woltz & Jones, 1973). La tolerancia del arroz a la piriculariosis, al tizón de la vaina, a la mancha marrón y a la podredumbre del tallo se correlacionan con un alto contenido de silicio en los tejidos vegetales (Savant, Snyder, & Datnoff, 1996). El alto contenido de Ca en los tejidos se correlaciona con la resistencia a las enfermedades causadas por *Erwinia carotovora*, *Fusarium solani*, *Pythium myriotylum*, *Rhizoctonia solani*, *Sclerotinia minor* y *Sclerotium rolfsii* (Bateman & Basham, 1976; Huber, 1994; Kelman, McGuire, & Tzeng, 1989). Por otra parte, el aumento del pH del suelo a 7, mediante la adición de montmorillonita o illita, en cultivos de lino, incrementó significativamente el grado de supresividad del suelo contra el marchitamiento producido por *Fusarium oxysporum* (Höper, Steinberg, & Alabouvette, 1995).

La labranza es el principal medio de perturbación en los agroecosistemas, y es fundamental para muchas prácticas agrícolas, como la preparación de semilleros y la incorporación de fertilizantes, así como para la supresión de malezas, de algunas enfermedades y de insectos plaga (Gebhardt, Daniel, Schweizer, & Allmaras, 1985). Se ha demostrado que la combinación adecuada de sistemas de labranza y cultivos puede favorecer el desarrollo de microorganismos benéficos, evitando la propagación de patógenos fúngicos (Gil et al., 2008). Asimismo, la combinación de labranza con rotación de cultivos también puede ser utilizada para el control de algunas enfermedades (Cotuna, Paraschivu, Paraschivu, & Sărățeanu, 2015).

Además, se debe tener en cuenta que el movimiento del suelo de un sitio a otro puede propagar enfermedades, al facilitar la diseminación de patógenos. Por ejemplo, los esclerocios de *Sclerotinia sclerotiorum* y *Sclerotium rolfsii* se transportan fácilmente desde suelos contaminados. Dependiendo de los cultivos y de otros factores, el saneamiento del suelo se puede lograr en cierta medida mediante la solarización (Liu, Simonne, Morgan, & Hochmuth, 2015).

Las coberturas de polietileno se pueden usar como una barrera física entre el suelo y las partes de la planta que están en contacto con la superficie. Los acolchados altamente reflectantes de luz ultravioleta (metalizados) repelen algunos insectos vectores de virus, tales como trips y moscas blancas (Hochmuth & Sprenkel, 2008).

Implementación del manejo integrado de enfermedades

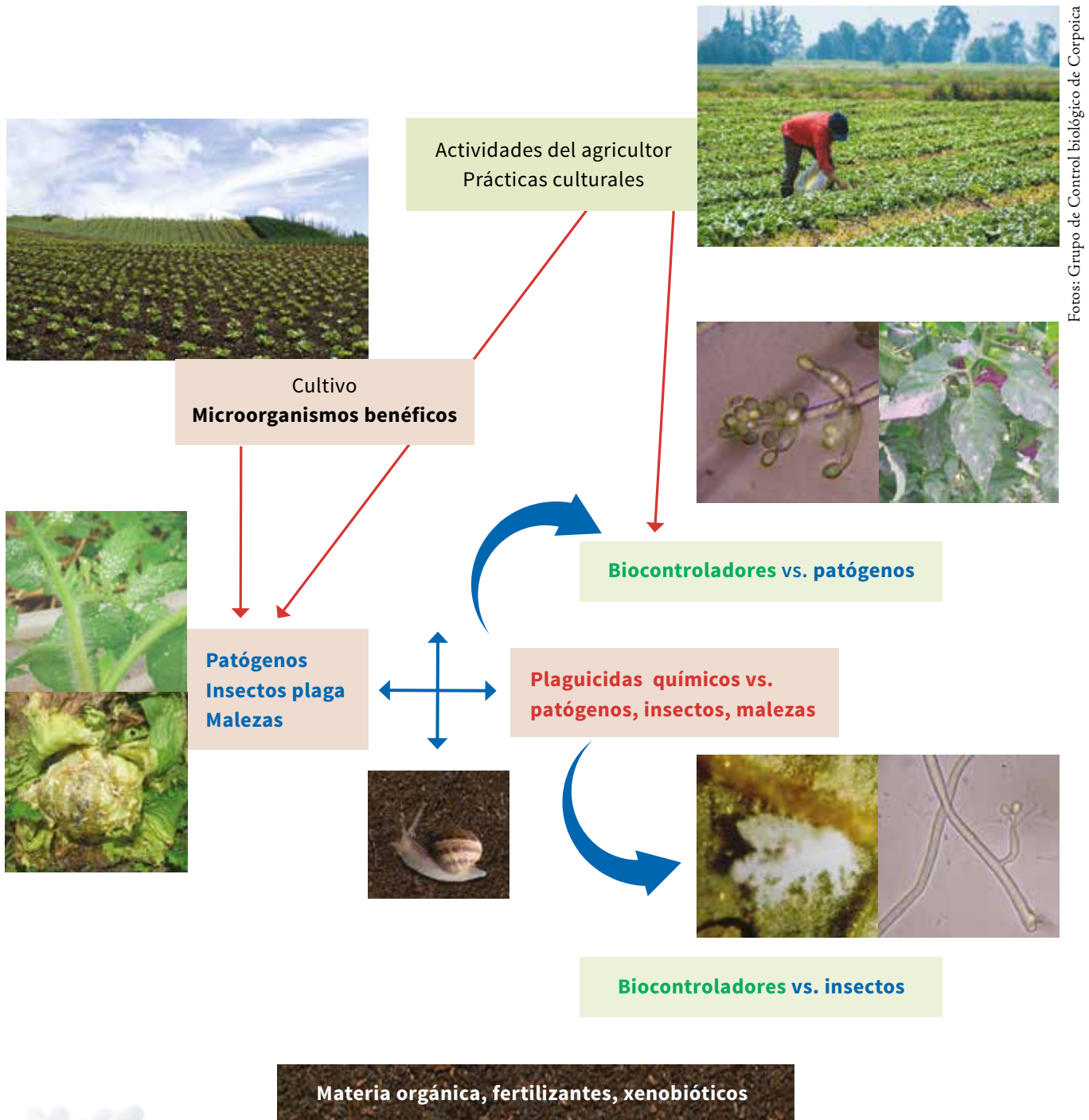
El MIE, en general, exige alto nivel de conocimiento, experiencia y destreza, y su aplicación, en particular, exige información confiable sobre las características del sitio en que se va a usar. Su éxito en gran parte depende de que los agricultores y extensionistas entiendan los procesos agroecológicos que afectan la enfermedad y, en consecuencia, tomen decisiones informadas sobre la mejor forma de manejar los cultivos para evitar y prevenir la aparición de la enfermedad, así como la forma de manejarla cuando esta ya representa un problema. Por esta razón, el MIE requiere de un alto nivel de capacidad analítica y es intensivo en capacitación para el monitoreo de cultivos y sobre los principios ecológicos que lo fundamentan (Van de Fliert, Asmunati, & Tantowijoyo, 2000).

La Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura (FAO) establece unas recomendaciones básicas que deben considerarse dentro de programas de MIE (insectos y fitopatógenos). Estas incluyen: 1) uso de cultivares y variedades resistentes, rotación de cultivos, y asociaciones y prácticas culturales que minimicen la presión de las plagas y maximicen su prevención por medios biológicos; 2) realizar una evaluación regular y cuantitativa del estado de equilibrio entre insectos plaga y enfermedades, y organismos benéficos en el cultivo; 3) aplicar técnicas de pronóstico de insectos plaga y enfermedades; 4) comprender y usar prácticas no químicas de manejo de plagas; 5) decidir sobre las intervenciones que se harán en el cultivo, minimizando el uso de agroquímicos, luego de considerar todos los métodos posibles y sus efectos sobre la productividad agrícola a corto y largo plazo, teniendo en cuenta las implicaciones ambientales; 7) almacenar y usar los agroquímicos de acuerdo con los requisitos legales, manteniendo registros precisos de su uso (Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura [FAO], 2018).

En el caso de enfermedades, el conocimiento de la biología del patógeno y la epidemiología de la enfermedad es crucial para el desarrollo de una estrategia de control biológico apropiada y su integración en un programa MIE.

Del mismo modo, elucidar los factores bióticos y abióticos que influyen en el desarrollo de la enfermedad es indispensable para definir el programa de manejo. Deben también considerarse las susceptibilidades e interacciones de todas las prácticas del cultivo, con el agente de control biológico, ya que este puede verse afectado, por los diferentes agroquímicos

utilizados para diferentes propósitos (plaguicidas, fertilizantes, herbicidas), por prácticas de manejo del cultivo, por las condiciones ambientales, por otros biocontroladores usados para el manejo de otras enfermedades o insectos plaga presentes en el cultivo, y por la presencia de diferentes plagas (fitopatógenos, insectos, malezas) (figura 17.4).



Fotos: Grupo de Control biológico de Corpoica

Figura 17.4. Factores que pueden afectar la actividad de los biocontroladores.

Fuente: Elaboración propia

El uso del control biológico y la implementación de prácticas culturales como medidas independientes para el manejo de enfermedades no siempre son suficientes. Un ejemplo es el manejo del moho gris, producido por *Botrytis cinerea*, en el que la integración de medidas de control biológico con agentes de control químico ha demostrado ser efectiva.

Shtienberg (2007) desarrolló un programa de manejo integrado, logrando una reducción significativa en el uso de fungicidas, sin aumentar los riesgos de brotes de *Botrytis*; concluyó que el manejo racional de la enfermedad es factible mediante componentes no químicos respaldados por unas pocas aplicaciones de fungicidas programadas adecuadamente. Esto fue posible gracias al desarrollo de los métodos de manejo integrado de *Botrytis* llamado "Botman" (sistema de alerta) (Shtienberg & Elad, 1997) y el programa de manejo de enfermedades bajo invernadero llamado "Greenman" (Elad & Shtienberg, 1997).

En estos sistemas, se utilizó como elemento central el control biológico mediante la cepa T39 de *Trichoderma harzianum*, lográndose optimizar el uso de fungicidas, ya que se disminuyó en dos tercios, se limitó el desarrollo de poblaciones resistentes de *Botrytis* y se logró el mismo control de la enfermedad que se obtuvo con un programa basado solamente en el uso de fungicidas químicos. Botman se comparó con la aplicación semanal de fungicidas en 11 experimentos realizados durante tres años en tomate y pepino cultivados en invernadero. La reducción de la enfermedad en parcelas manejadas de acuerdo con las recomendaciones de Botman no difirió significativamente de la observada en parcelas manejadas únicamente con fungicidas (aplicación semanal de fungicidas), pero el número de aplicaciones de fungicidas en las parcelas Botman fue de 4,2, comparado con 10,5 aplicaciones en el manejo exclusivo con fungicidas. La estrategia integrada condujo a la aplicación promedio de 5,9 aplicaciones de *T. harzianum* (T39) (Shtienberg, 2007).



Consideraciones finales y conclusiones

La agricultura orgánica se practica en 179 países y 43,7 millones de hectáreas de tierras agrícolas son manejadas orgánicamente por aproximadamente 2,3 millones de agricultores. Las ventas mundiales de alimentos y bebidas orgánicas alcanzaron 80.000 millones de dólares en el 2014. Las ventas mundiales de productos orgánicos han aumentado aproximadamente en 20 % por año, con el 97 % de ese mercado en América del Norte y Europa (Davidson, 2005). Sin embargo, en general la producción orgánica todavía representa una pequeña fracción de las ventas agrícolas totales, aunque se esté presentando un crecimiento importante; si se tiene en cuenta que solo en Europa se produjo un crecimiento del 13 % en el 2015 y en el 2016, la mayoría de los países europeos, experimentaron un crecimiento superior al 10 % (Willer & Lernoud, 2017). A pesar de este progreso, los plaguicidas de síntesis siguen siendo utilizados en la gran mayoría de la producción agrícola y representan un factor crítico, por lo que es justamente en este segmento en el que el MIP puede jugar un papel decisivo en la reducción de los riesgos inherentes al uso de agroquímicos en todo el mundo. El uso del control biológico en los sistemas de manejo de plagas ha tenido una larga y rica historia y, aunque presentan varios factores que no han permitido una mayor adopción, en la actualidad existen muchas oportunidades para el uso continuado de bioplaguicidas en programas MIP. El MIP evoluciona hacia prácticas más ecológicas (Koul & Cuperus, 2007); el control biológico que probablemente tiene la mayor oportunidad para expandirse es el control biológico de conservación, que se obtiene gracias al manejo de las interacciones del agroecosistema para potenciar la eficacia de los enemigos naturales autóctonos y, de esta forma, prevenir el ataque a niveles de daño económico de las plagas. La agricultura en su conjunto se enfrenta a una variedad de cambios desafiantes. El cambio climático está comenzando a afectar los sistemas agrícolas en todo el mundo y el control biológico deberá adaptarse a estos cambios (Hance, Van Baaren, Vernon, & Boivin, 2007; Stacey, 2003).



Los cambios en las tácticas de manejo de plagas son el resultado de una variedad de factores, incluyendo preocupaciones ambientales y de seguridad humana, desarrollo de resistencia a los plaguicidas químicos, aumento del costo y de la disponibilidad de los plaguicidas y, por supuesto demanda de mercado. Los consumidores se están convirtiendo en una fuerza motriz para orientar las prácticas de manejo de plagas (fitopatógenos e insectos). Tanto las tiendas de grandes superficies como los minoristas están pidiendo estándares cada vez más exigentes de prácticas agrícolas limpias por parte de los agricultores, mientras que la opinión pública sobre los efectos negativos de los plaguicidas también está exigiendo uso reducido de plaguicidas (Dent, 2005; Warner, 2006).

El MIP tiene la capacidad de permitir una producción eficiente y sostenible de alimentos inocuos, para satisfacer las necesidades de la creciente población mundial, y de reemplazar una gran proporción de los plaguicidas tóxicos actualmente usados. Sin embargo, esto no puede verse en el contexto único de un problema fitosanitario, sino que debe aproximarse al desarrollo de programas de manejo integrado de cultivos, en los que se logre un manejo eficiente de las diferentes plagas (fitopatógenos e insectos que lo afectan), al mismo tiempo que se utilicen programas de fertilización y riego adecuados, considerando la sostenibilidad ambiental. Dada la gran cantidad de preguntas abiertas en relación con los componentes efectivos del MIP y sus interacciones, los investigadores tienen la gran responsabilidad de abordar los complejos problemas científicos que deben resolverse para desarrollar todo su potencial. La integración de las acciones dentro del dominio ecológico requerirá del desarrollo de nuevas investigaciones básicas y aplicadas, a cargo de grupos multidisciplinarios, en las que no solo se analicen los componentes individuales, sino los numerosos efectos sinérgicos que aumentarán la sostenibilidad de la agricultura.

Agradecimientos

Los autores agradecen a sus instituciones: AGROSAVIA (anteriormente Corpoica) y Volcani Center, por su apoyo incondicional, que les ha permitido avanzar en el conocimiento científico y en la implementación de las soluciones tecnológicas desarrolladas. También les agradecen a sus grupos de trabajo por su compromiso y valiosos aportes.



Referencias

- Abo-Elyousr, K. A. M., Ibrahim, Y. E., & Balabel, N. M. (2012). Induction of disease defensive enzymes in response to treatment with acibenzolar-S-methyl (ASM) and *Pseudomonas fluorescens* Pf2 and inoculation with *Ralstonia solanacearum* race 3, biovar 2 (phylotype II). *Journal of Phytopathology*, 160(7-8), 382-389. doi:10.1111/j.1439-0434.2012.01915.x.
- Ahmad, S., Gordon-Weeks, R., Pickett, J., & Ton, J. (2010). Natural variation in priming of basal resistance: from evolutionary origin to agricultural exploitation. *Molecular Plant Pathology*, 11(6), 817-827. doi:10.1111/j.1364-3703.2010.00645.x.
- Andow, D. (1983). The extent of monoculture and its effects on insect pest populations with particular reference to wheat and cotton. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 9(1), 25-35. doi:10.1016/0167-8809(83)90003-8.
- Ayliffe, M., Singh, R., & Lagudah, E. (2008). Durable resistance to wheat stem rust needed. *Current Opinion in Plant Biology*, 11(2), 187-192. doi:10.1016/j.pbi.2008.02.001.
- Balmer, A., Pastor, V., Gamir, J., Flors, V., & Mauch-Mani, B. (2015). The 'prime-ome': towards a holistic approach to priming. *Trends in Plant Science*, 20(7), 443-452. doi:10.1016/j.tplants.2015.04.002
- Bardgett, R. (2005). *The biology of soil: a community and ecosystem approach*. Nueva York, EE. UU.: Oxford University.
- Bateman, D. F., & Basham, H. G. (1976). Degradation of plant cell walls and membranes by microbial enzymes. En R. Heitefuss & P. H., Williams (Eds.), *Physiological plant pathology* (pp. 316-355). Berlín, Alemania: Springer. doi:10.1007/978-3-642-66279-9_13.
- Berendsen, R. L., Pieterse, C. M. J., & Bakker, P. A. H. M. (2012). The rhizosphere microbiome and plant health. *Trends in Plant Science*, 17(8), 478-486. doi:10.1016/j.tplants.2012.04.001.
- Berg, G., Grube, M., Schloter, M., & Smalla, K. (2014a). The plant microbiome and its importance for plant and human health. *Frontiers in Microbiology*, 5, 491. doi:10.3389/fmicb.2014.00491.
- Berg, G., Grube, M., Schloter, M., & Smalla, K. (2014b). Unraveling the plant microbiome: looking back and future perspectives. *Frontiers in Microbiology*, 5, 777-780. doi:10.3389/fmicb.2014.00148.
- Berg, G., Rybakova, D., Grube, M., & Koberl, M. (2016). The plant microbiome explored: implications for experimental botany. *Journal of Experimental Botany*, 67(4), 995-1002. doi:10.1093/jxb/erv466.
- Berg, G., & Smalla, K. (2009). Plant species and soil type cooperatively shape the structure and function of microbial communities in the rhizosphere. *FEMS Microbiology Ecology*, 68(1), 1-13. doi:10.1111/j.1574-6941.2009.00654.x.
- Bhattarai, A., Bhattarai, B., & Pandey, S. (2015). Variation of soil microbial population in different soil horizons. *Journal of Microbiology*, 2(2), 00044. doi:10.15406/jmen.2015.02.00044.
- Blagodatskaya, E. & Kuzyakov, Y. (2013). Active microorganisms in soil: Critical review of estimation criteria and approaches. *Soil Biology and Biochemistry*, 67, 192-211. doi:10.1016/j.soilbio.2013.08.024.
- Booth, A. (2014). Symbiosis, selection, and individuality. *Biology & Philosophy*, 29(5), 657-673. doi:10.1007/s10539-014-9449-8.
- Bordenstein, S. R., & Theis, K. R. (2015). Host biology in light of the microbiome: Ten principles of holobionts and hologenomes. *PLoS Biol*, 13(8), e1002226. doi:10.1371/journal.pbio.1002226.
- Boudreau, M. A. (2013). Diseases in intercropping systems. *Annual Review of Phytopathology*, 51, 499-519. doi:10.1146/annurev-phyto-082712-102246.
- Brooker, R. W., Karley, A. J., Newton, A. C., Pakeman, R. J., Schöb, C., & Pugnaire, F. (2015). Facilitation and sustainable agriculture: a mechanistic approach to reconciling crop production and conservation. *Functional Ecology*, 30(1), 98-107. doi:10.1111/1365-2435.12496.

- Burdon, J. J., Thrall, P. H., & Ericson, L. (2006). The current and future dynamics of disease in plant communities. *Annual Review of Phytopathology*, 44, 19-39. doi:10.1146/annurev.phyto.43.040204.140238.
- Burke, D., & Kraft, J. (1974). Responses of beans and peas to root pathogens accumulated during monoculture of each crop species. *Phytopathology*, 64, 546-549.
- Cardinale, B. J., Srivastava, D. S., Emmett Duffy, J., Wright, J. P., Downing, A. L., ... Jouseau, C. (2006). Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. *Nature*, 443, 989-992. doi:10.1038/nature05202.
- Compant, S., Duffy, B., Nowak, J., Clément, C., & Barka, E. A. (2005). Use of plant growth-promoting bacteria for biocontrol of plant diseases: Principles, mechanisms of action, and future prospects. *Applied and Environmental Microbiology*, 71(9), 4951-4959. doi:10.1128/aem.71.9.4951-4959.2005.
- Cotes, A., Cárdenas, A., & Pinzón, H. (2001). Effect of seed priming in the presence of *Trichoderma koningii* on seed and seedling disease induced in tomato by *Rhizoctonia solani* and *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici*. *IOBC WPRS Bulletin*, 24: 259-264.
- Cotuna, O., Paraschivu, M., Paraschivu, A., & Sărățeanu, V. (2015). The influence of tillage, crop rotation and residue management on tan spot (*Drechslera tritici-repentis*. Died. Shoemaker) in winter wheat. *Research Journal of Agricultural Science*, 47(2), 13-21.
- Chen, Y. H., Gols, R., Stratton, C. A., Brevik, K. A., & Benrey, B. (2015). Complex tritrophic interactions in response to crop domestication: predictions from the wild. *Entomology Experimentalis et Applicata*, 157(1), 40-59. doi:10.1111/eea.12344.
- Da Rocha, A. B. & Hammerschmidt, R. (2005). History and perspectives on the use of disease resistance inducers in horticultural crops. *HortTechnology*, 15(3), 518-529.
- Davidson, S. (2005). Going organic. *Ecos*, 127, 8-12.
- De Nobili, M., Contin, M., Mondini, C., & Brookes, P. C. (2001). Soil microbial biomass is triggered into activity by trace amounts of substrate. *Soil Biology and Biochemistry*, 33(9), 1163-1170. doi:10.1016/S0038-0717(01)00020-7.
- De Vrese, M., & Schrezenmeier, J. (2008). Probiotics, prebiotics, and synbiotics. En U. Stahl, U. E. B. Donalies, & E. Nevoigt (Eds.), *Food Biotechnol* (pp. 1-66). Berlín, Alemania: Springer. doi:10.1007/10_2008_097.
- De Vries, F. T., Thébault, E., Liiri, M., Birkhofer, K., Tsiafouli, M. A., Bjørnlund, L., ... Bardgett, R. D. (2013). Soil food web properties explain ecosystem services across European land use systems. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(35), 14296-14301. doi:10.1073/pnas.1305198110.
- Delmas, C., Fabre, F., Jolivet, J., Mazet, I. D., Richart S., Delière, L., & Delmotte, F. (2016). Adaptation of a plant pathogen to partial host resistance: selection for greater aggressiveness in grapevine downy mildew. *Evolutionary Applications*, 9(5), 709-725. doi:10.1111/eva.12368.
- Dent, D. (2000). *Insect pest management*. Massachusetts, EE. UU.: CABI.
- Dent, D. (2005). Overview of agrobiologicals and alternatives to synthetic pesticides. En J. N. Pretty (Ed.), *The pesticide detox: Towards a more sustainable agriculture* (pp. 70-82). Londres, Inglaterra: Earthscan Publications Ltd.
- Dias, T., Dukes, A., & Antunes, P. M. (2014). Accounting for soil biotic effects on soil health and crop productivity in the design of crop rotations. *Journal of Science of Food and Agriculture*, 95(3), 447-454. doi:10.1002/jsfa.6565.
- Elad, Y., David, D. R., Harel, Y. M., Borenshtein, M., Kalifa, H. B., Silber, A., & Graber, E. R. (2010). Induction of systemic resistance in plants by biochar, a soil-applied carbon sequestering agent. *Phytopathology*, 100(9), 913-921. doi:10.1094/PHYTO-100-9-0913.
- 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.
- Fierer, N., Strickland, M. S., Liptzin, D., Bradford, M. A., & Cleveland, C. C. (2009). Global patterns in belowground communities. *Ecology Letters*, 12(11), 1238-1249. doi:10.1111/j.1461-0248.2009.01360.x.
- Garbeva, P., Van Veen, J. A., & Van Elsas, J. D. (2004). Microbial diversity in soil: Selection of microbial populations by plant and soil type and implications for disease suppressiveness. *Annual Review of Phytopathology*, 42, 243-270. doi:10.1146/annurev.phyto.42.012604.135455.
- Gassmann, A. J., Petzold-Maxwell, J. L., Clifton, E. H., Dunbar, M. W., Hoffmann, A. M., Ingber, D. A., & Keweshan, R. S. (2014). Field-evolved resistance by western corn rootworm to multiple *Bacillus thuringiensis* toxins in transgenic maize. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(14), 5141-5146. doi:10.1073/pnas.1317179111.
- Gebhardt, M. R., Daniel, T. C., Schweizer, E. E., & Allmaras, R. R. (1985). Conservation tillage. *Science*, 230(4726), 625-630. doi:10.1126/science.230.4726.625.
- Gil, S. V., Pedelini, R., Oddino, C., Zuza, M., Marinelli, A., & March, G. J. (2008). The role of potential biocontrol agents in the management of peanut root rot in Argentina. *Journal of Plant Pathology*, 90(1), 35-41.
- Goellner, K., & Conrath, U. (2008). Priming: it's all the world to induced disease resistance. *European Journal of Plant Pathology*, 121(3), 233-242. doi:10.1007/s10658-007-9251-4.

- Gould, F., Kennedy, G. G., & Johnson, M. T. (1991). Effects of natural enemies on the rate of herbivore adaptation to resistant host plants. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 58(1), 1-14. doi:10.1111/j.1570-7458.1991.tb01445.x.
- Guerrero, R., Margulis, L., & Berlanga, M. (2013). Symbiogenesis: the holobiont as a unit of evolution. *International Microbiology*, 16, 133-143. doi:10.2436/20.1501.01.188.
- Hance, T., Van Baaren, J., Vernon, P., & Boivin, G. (2007). Impact of extreme temperatures on parasitoids in a climate change perspective. *Annual Review of Entomology*, 52, 107-126. doi:10.1146/annurev.ento.52.110405.091333.
- Helgason, T., Daniell, T. J., Husband, R., Fitter, A. H., & Young, J. P. W. (1998). Ploughing up the wood-wide web? *Nature*, 394(6692), 431. doi:10.1038/28764.
- Herms, D. A., & Mattson, W. J. (1992). The dilemma of plants: To grow or defend. *The Quarterly Review of Biology*, 67(3), 283-335. doi:10.1086/417659.
- Hochmuth, R., & Sprengel, R. (2008). *Exclusion methods for managing greenhouse vegetable pests*. ENY-846 (IN730). Gainesville, EE. UU.: University of Florida.
- Höper, H., Steinberg, C., & Alabouvette, C. (1995). Involvement of clay type and pH in the mechanisms of soil suppressiveness to Fusarium wilt of flax. *Soil Biology and Biochemistry*, 27(7), 955-967. doi:10.1016/0038-0717(94)00238-V.
- Hu, J., Wei, Z., Friman, V.-P., Gu, S.-h., Wang, X.-f., Eisenhauer, N., ... Jousset, A. (2016). Probiotic diversity enhances rhizosphere microbiome function and plant disease suppression. *mBio*, 7(8), e01790-16. doi:10.1128/mBio.01790-16.
- Huang, H. C., Kodama, F., Akashi, K., & Konno, K. (2002). Impact of crop rotation on soilborne diseases and yield of kidney bean: A case study in northern Japan. *Plant Pathology Bulletin*, 11, 87-96.
- Huber, D. (1994). The influence of mineral nutrition on vegetable diseases. *Horticultura Brasileira*, 12, 206-220.
- Jacqmin, B., Cotes, A., Lepoivre, P., & Semal, J. (1993). Effect of the combination of seed priming and *Trichoderma* treatment on incidence of damping-off agents. *Mededelingen van de Faculteit Landbouwkundige en Toegepaste Biologische Wetenschappen (Rijksuniversiteit te Gent)*, 58(3b), 1321-1328.
- Johnsen, K., Jacobsen, C. S., Torsvik, V., & Sørensen, J. (2001). Pesticide effects on bacterial diversity in agricultural soils – a review. *Biology and Fertility Soils*, 33(6), 443-453. doi:10.1007/s003740100351.
- Katz, V. A., Thulke, O. U., & Conrath, U. (1998). A benzothiadiazole primes parsley cells for augmented elicitation of defense responses. *Plant Physiology*, 117, 1333-1339. doi:10.1104/pp.117.4.1333.
- Kauss, H., Theisinger-Hinkel, E., Mindermann, R., & Conrath, U. (1992). Dichloroisonicotinic and salicylic acid, inducers of systemic acquired resistance, enhance fungal elicitor responses in parsley cells. *The Plant Journal*, 2(5), 655-660. doi:10.1111/j.1365-313X.1992.tb00134.x.
- Kelman, A., McGuire, R., & Tzeng, K. (1989). Reducing the severity of bacterial soft rot by increasing the concentration of calcium in potato tubers. En A. W. Engelhard (Ed.), *Soilborne plant pathogens: management of diseases with macro- and microelements* (pp. 102-123). Saint Paul, Minnesota, EE. UU.: APS Press.
- Kessler, A., & Ian, T. B. (2004). Herbivore-induced plant vaccination. Part I. The orchestration of plant defenses in nature and their fitness consequences in the wild tobacco *Nicotiana attenuata*. *The Plant Journal*, 38(4), 639-649. doi:10.1111/j.1365-313X.2004.02076.x.
- Klein, E., Ofek, M., Katan, J., Minz, D., & Gamliel, A. (2012). Soil suppressiveness to *Fusarium* disease: Shifts in root microbiome associated with reduction of pathogen root colonization. *Phytopathology*, 103(1), 23-33. doi:10.1094/PHYTO-12-11-0349.
- Knops, J. M. H., Tilman, D., Haddad, N. M., Naeem, S., Mitchell, C. E., Haarstad, J., ... Groth, J. (2002). Effects of plant species richness on invasion dynamics, disease outbreaks, insect abundances and diversity. *Ecology Letters*, 2(5), 286-293. doi:10.1046/j.1461-0248.1999.00083.x.
- Koul, O., & Cuperus, G. W. (2007). *Ecologically based integrated pest management*. Wallingford, Inglaterra: CABI Publishing.
- Kuč, J. (1982). Induced immunity to plant disease. *Bioscience*, 32(11), 854-860. doi:10.2307/1309008.
- Lehman, R., Cambardella, C., Stott, D., Acosta-Martinez, V., Manter, D., Buyer, J., ... Karlen, D. (2015). Understanding and enhancing soil biological health: The solution for reversing soil degradation. *Sustainability*, 7(1), 1-40.
- Lithourgidis, A. S., Dordas, C. A., Damalas, C. A., & Vlachostergios, D. N. (2011). Annual intercrops: an alternative pathway for sustainable agriculture. *Australian Journal of Crop Science*, 5(4), 396-410.
- Liu, G. D., Simonne, E. H., Morgan, T. K., & Hochmuth, J. G. (2015). *Soil and fertilizer management for vegetable production in Florida*. Gainesville, EE. UU.: UF/IFAS Extension University of Florida.
- Liu, X., Chen, M., Collins, H. L., Onstad, D. W., Roush, R. T., Zhang, Q., ... Shelton, A. M. (2014). Natural enemies delay insect resistance to -bt crops. *PLoS One*, 9(3), e90366. doi:10.1371/journal.pone.0090366.

- Locey, K. J., & Lennon, J. T. (2016). Scaling laws predict global microbial diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(21), 5970-5975. doi:10.1073/pnas.1521291113.
- Loyd, A. L., Benson, D. M., & Ivors, K. L. (2014). *Phytophthora* populations in nursery irrigation water in relationship to pathogenicity and infection frequency of *Rhododendron* and *Pieris*. *Plant Disease*, 98(9), 1213-1220. doi:10.1094/PDIS-11-13-1157-RE.
- Luna, E., Bruce, T. J. A., Roberts, M. R., Flors, V., & Ton, J. (2012). Next-generation systemic acquired resistance. *Plant Physiology*, 158(2), 844-853. doi:10.1104/pp.111.187468.
- Lyon, G. (2007). Agents That Can Elicit Induced Resistance. En D. R. Walters, A. Newton, & G. Lyon (Eds.), *Induced resistance for plant disease control: A sustainable approach to crop protection* (pp. 9-29). Oxford, Inglaterra: Blackwell Publishing. doi:10.1002/9781118371848.ch2.
- Maloy, O. C. (2005). Plant Disease Management. *The Plant Health Instructor*. doi:10.1094/PHI-I-2005-0202-01.
- Martinez-Medina, A., Flors, V., Heil, M., Mauch-Mani, B., Pieterse, C.M.J., Pozo, M.J., ... Conrath, U. (2016). Recognizing plant defense priming. *Trends in Plant Science*, 21(10), 818-822. doi:10.1016/j.tplants.2016.07.009.
- Mauch-Mani, B., Baccelli, I., Luna, E., & Flors, V. (2017). Defense priming: An adaptive part of induced resistance. *Annual Review of Plant Biology*, 68, 485-512. doi:10.1146/annurev-arplant-042916-041132.
- McGrath, M. T. (2012). *Managing plant diseases with crop rotation*. Recuperado de <https://www.sare.org/Learning-Center/Books/Crop-Rotation-on-Organic-Farms/Text-Version/Physical-and-Biological-Processes-In-Crop-Production/Managing-Plant-Diseases-With-Crop-Rotation>.
- Mendes, R., Garbeva, P., & Raaijmakers, J. M. (2013). The rhizosphere microbiome: significance of plant beneficial, plant pathogenic, and human pathogenic microorganisms. *FEMS Microbiology Review*, 37(5), 634-663. doi:10.1111/1574-6976.12028.
- Mendes, R., Kruijt, M., de Bruijn, I., Dekkers, E., Van der Voort, M., Schneider, J.H., ... Raaijmakers, J. M. (2011). Deciphering the rhizosphere microbiome for disease-suppressive bacteria. *Science*, 332(6033), 1097-1100. doi:10.1126/science.1203980.
- Mitchell, C., Brennan, R. M., Graham, J., & Karley, A. J. (2016). Plant defense against herbivorous pests: Exploiting resistance and tolerance traits for sustainable crop protection. *Frontiers in Plant Science*, 7, 1132. doi:10.3389/fpls.2016.01132.
- Mitter, B., Pfaffenbichler, N., Flavell, R., Compant, S., Antonielli, L., Petric, A., ... Sessitsch, A. (2017). A new approach to modify plant microbiomes and traits by introducing beneficial bacteria at flowering into progeny seeds. *Frontiers in Microbiology*, 8, 11. doi:10.3389/fmicb.2017.00011.
- Moreno, C., Castillo, F., González, A., Bernal, D., Jaimes, Y., Chaparro, M., ... Cotes, A. (2009). Biological and molecular characterization of the response of tomato plants treated with *Trichoderma koningiopsis*. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 74(2), 111-120. doi:10.1016/j.pmpp.2009.10.001.
- Moreno, L. G., & Alvarado, G. (2000). *La Variedad Colombia: Veinte años de adopción y comportamiento frente a nuevas razas de la roya del café*. Manizales, Colombia: Centro Nacional de Investigaciones de Café (Cenicafé).
- Moya-Elizondo, E. A., & Jacobsen, B. J. (2016). Integrated management of *Fusarium* crown rot of wheat using fungicide seed treatment, cultivar resistance, and induction of systemic acquired resistance (SAR). *Biological Control*, 92: 153-163. doi:10.1016/j.biocontrol.2015.10.006.
- Muola, A., Weber, D., Malm, L. E., Egan, P. A., Glinwood, R., Parachnowitsch, A. L., & Stenberg, J. A. (2017). Direct and pollinator-mediated effects of herbivory on strawberry and the potential for improved resistance. *Frontiers in Plant Science*, 8, 823. doi:10.3389/fpls.2017.00823.
- Myresiotis, C. K., Karaoglanidis, G. S., Vryzas, Z., & Papadopoulou-Mourkidou, E. (2012). Evaluation of plant-growth-promoting rhizobacteria, acibenzolar-S-methyl and hymexazol for integrated control of *Fusarium* crown and root rot on tomato. *Pest Management Science*, 68(3), 404-411. doi:10.1002/ps.2277.
- Oostendorp, M., Kunz, W., Dietrich, B., & Staub, T. (2001). Induced disease resistance in plants by chemicals. *European Journal of Plant Pathology*, 107(1), 19-28. doi:10.1023/A:1008760518772.
- Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura (FAO). (2018). *How to practice integrated pest management*. Recuperado de <http://www.fao.org/agriculture/crops/thematic-sitemap/theme/spi/scpi-home/managing-ecosystems/integrated-pest-management/ipm-how/en/>.
- Orozco-Mosqueda, M. C., Rocha-Granados, M. C., Glick, B. R., & Santoyo, G. (2018). Microbiome engineering to improve biocontrol and plant growth-promoting mechanisms. *Microbiology Research*, 208, 25-31. doi:10.1016/j.micres.2018.01.005.
- Paparella, S., Araújo, S. S., Rossi, G., Wijayasinghe, M., Carbonera, D., & Balestrazzi, A. (2015). Seed priming: state of the art and new perspectives. *Plant Cell Reports*, 34(8), 1281-1293. doi:10.1007/s00299-015-1784-y.
- Paret, M., Dufault, N., Momol, T., Marois, J., & Olson, S. (2015). *Integrated disease management for vegetable crops in Florida*. Florida, EE. UU.: UF/IFAS Extension University of Florida.

- Perazzolli, M., Roatti, B., Bozza, E., & Pertot, I. (2011). *Trichoderma harzianum* T39 induces resistance against downy mildew by priming for defense without costs for grapevine. *Biological Control*, 58(1), 74-82. doi:10.1016/j.biocontrol.2011.04.006.
- Peshin, R., & Dhawan, A. K. (2009). *Integrated pest management. Volume 1: Innovation-development process*. Dordrecht, Holanda: Springer. doi:10.1007/978-1-4020-8992-3.
- Peterson, J. A., Ode, P. J., Oliveira-Hofman, C., & Harwood, J. D. (2016). Integration of plant defense traits with biological control of arthropod pests: Challenges and opportunities. *Frontiers in Plant Science*, 7, 1794. doi:10.3389/fpls.2016.01794.
- Philippot, L., Raaijmakers, J. M., Lemanceau, P., & Van der Putten, W. H. (2013). Going back to the roots: the microbial ecology of the rhizosphere. *Nature Reviews Microbiology*, 11, 789-799. doi:10.1038/nrmicro3109.
- Pieterse, C. M. J., de Jonge, R., & Berendsen, R. L. (2016). The Soil-Borne Supremacy. *Trends in Plant Science*, 21(3), 171-173. doi:10.1016/j.tplants.2016.01.018.
- Pineda, A., Kaplan, I., & Bezemer, T. M. (2017). Steering soil microbiomes to suppress aboveground insect pests. *Trends in Plant Science*, 22(9), 770-778. doi:10.1016/j.tplants.2017.07.002.
- Pinto, K. M. S., do Nascimento, L. C., de Souza-Gomes, E. C., da Silva, H. F., & dos Reis-Miranda, J. (2012). Efficiency of resistance elicitors in the management of grapevine downy mildew *Plasmopara viticola*: epidemiological, biochemical and economic aspects. *European Journal of Plant Pathology*, 134(4), 745-754. doi:10.1007/s10658-012-0050-1.
- Postma, J., Scheper, R. W. A., & Schilder, M. T. (2010). Effect of successive cauliflower plantings and *Rhizoctonia solani* AG 2-1 inoculations on disease suppressiveness of a suppressive and a conducive soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 42(5), 804-812. doi:10.1016/j.soilbio.2010.01.017.
- Pushpalatha, H. G., Sudisha, J., Geetha, N. P., Amruthesh, K. N., & Shekar-Shetty, H. (2011). Thiamine seed treatment enhances LOX expression, promotes growth and induces downy mildew disease resistance in pearl millet. *Biologia Plantarum*, 55(3), 522-527. doi:10.1007/s10535-011-0118-3.
- Ramírez-Carrasco, G., Martínez-Aguilar, K., & Álvarez-Venegas, R. (2017). Transgenerational defense priming for crop protection against plant pathogens: A hypothesis. *Frontiers in Plant Science*, 8, 696. doi:10.3389/fpls.2017.00696.
- Rasmann, S., De Vos, M., Casteel, C. L., Tian, D., Halitschke, R., Sun, J. Y., ... Jander, G. (2012). Herbivory in the previous generation primes plants for enhanced insect resistance. *Plant Physiology*, 158(2), 854-863. doi:10.1104/pp.111.187831.
- Raubuch, M., Behr, K., Roose, K., & Joergensen, R. G. (2010). Specific respiration rates, adenylates, and energy budgets of soil microorganisms after addition of transgenic Bt-maize straw. *Pedobiologia*, 53(3), 191-196. doi:10.1016/j.pedobi.2009.10.001.
- Razdan, V. K., & Sabitha, M. (2009). Integrated disease management: Concepts and practices. En R. Peshin & A. K. Dhawan, (Eds.), *Integrated pest management: Innovation-development process: Volume 1* (pp. 369-389). Dordrecht, Holanda: Springer. doi:10.1007/978-1-4020-8992-3_15.
- Regliński, T., Rodenburg, N., Taylor, J. T., Northcott, G. L., Chee, A. A., Spiers, T. M., & Hill, R. A. (2012). *Trichoderma atroviride* promotes growth and enhances systemic resistance to *Diplodia pinea* in radiata pine (*Pinus radiata*) seedlings. *Forest Pathology*, 42(1), 75-78. doi:10.1111/j.1439-0329.2010.00710.x.
- Resende, M. L. V., Nojosa, G. B. A., Cavalcanti, L. S., Aguilar, M. A. G., Silva, L. H. C. P., Perez, J. O., ... Castro, R. M. (2002). Induction of resistance in cocoa against *Crinipellis pernicioso* and *Verticillium dahliae* by acibenzolar-S-methyl (ASM). *Plant Pathology*, 51(5), 621-628. doi:10.1046/j.1365-3059.2002.00754.x.
- Roesch, L. F. W., Fulthorpe, R. R., Riva, A., Casella, G., Hadwin, A. K. M., Kent, A. D., ... Triplett, E. W. (2007). Pyrosequencing enumerates and contrasts soil microbial diversity. *The ISME Journal*, 1, 283-290. doi:10.1038/ismej.2007.53.
- Rosenberg, E., & Zilber-Rosenberg, I. (2016). Microbes drive evolution of animals and plants: The hologenome concept. *mBio*, 7(2), e01395-15. doi:10.1128/mBio.01395-15.
- Rosenthal, G. A., & Berenbaum, M. R. (2012). *Herbivores: their interactions with secondary plant metabolites: ecological and evolutionary processes*. Massachusetts, EE. UU.: Academic Press. doi:10.1016/C2009-0-03210-3.
- Sánchez, J., & Gallego, E. (2001). *Pythium* spp. present in irrigation water in the poniente region of almería (south-eastern Spain). *Mycopathologia*, 150(1), 29-38. doi:10.1023/A:1010815624490.
- Savant, N. K., Snyder, G. H., & Datnoff, L. E. (1996). Silicon management and sustainable rice production. *Advances in agronomy*, 58, 151-199. doi:10.1016/S0065-2113(08)60255-2.
- Schikora, A., Schenk, S. T., & Hartmann, A. (2016). Beneficial effects of bacteria-plant communication based on quorum sensing molecules of the N-acyl homoserine lactone group. *Plant Molecular Biology*, 90(6), 605-612. doi:10.1007/s11103-016-0457-8.
- Schippers, B., Bakker, A. W., & Bakker, P. A. (1987). Interactions of deleterious and beneficial rhizosphere

- microorganisms and the effect of cropping practices. *Annual Review of Phytopathology*, 25, 339-358. doi:10.1146/annurev.py.25.090187.002011.
- Shetty, R., Jensen, B., Shetty, N. P., Hansen, M., Hansen, C. W., Starkey, K. R., & Jørgensen, H. J. L. (2012). Silicon induced resistance against powdery mildew of roses caused by *Podosphaera pannosa*. *Plant Pathology*, 61(1), 120-131. doi:10.1111/j.1365-3059.2011.02493.x.
- Shtienberg, D. (2007). Rational management of *Botrytis*-incited diseases: Integration of control measures and use of warning systems. En Y. Elad, B. Williamson, P. Tudzynski, & N. Delen (Eds.), *Botrytis: Biology, pathology and control* (pp. 335-347). Dordrecht, Holanda: Springer. doi:10.1007/978-1-4020-2626-3_18.
- 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.
- Simpson, W. R., Faville, M. J., Moraga, R. A., Williams, W. M., Mcmanus, M. T., & Johnson, R. D. (2014). Epichloë fungal endophytes and the formation of synthetic symbioses in Hordeae (=Triticeae) grasses. *Journal of Systematics and Evolution*, 52(6), 794-806. doi:10.1111/jse.12107.
- Slaughter, A., Daniel, X., Flors, V., Luna, E., Hohn, B., & Mauch-Mani, B. (2011). Descendants of primed *Arabidopsis* plants exhibit resistance to biotic stress. *Plant Physiology*, 158(2), 835-843. doi:10.1104/pp.111.191593.
- Smith, R. F., & Van den Bosch, R. (1967). Integrated control. En Kilgore, W. W. & Doult, R. L. (Eds.), *Pest control: biological, physical, and selected chemical methods* (pp. 295-340). Nueva York, EE. UU.: Academic Press.
- Snyder, W. C., Schroth, M. N., & Christou, T. (1959). Effect of plant residues on root rot of bean. *Phytopathology*, 49, 755-756.
- Spoel, S. H., & Dong, X. (2012). How do plants achieve immunity? Defence without specialized immune cells. *Nature reviews immunology*, 12, 89-100. doi:10.1038/nri3141.
- Srivastava, P., George, S., Marois, J. J., Wright, D. L., & Walker, D. R. (2011). Saccharin-induced systemic acquired resistance against rust (*Phakopsora pachyrhizi*) infection in soybean: Effects on growth and development. *Crop Protection*, 30(6), 726-732. doi:10.1016/j.cropro.2011.02.023.
- Stacey, D. (2003). Climate and biological control in organic crops. *International Journal of Pest Management*, 49(3), 205-214. doi:10.1080/0967087031000085042.
- Stenberg, J. A., Lehrman, A., & Björkman, C. (2011). Host-plant genotype mediates supply and demand of animal food in an omnivorous insect. *Ecological Entomology*, 36(4), 442-449. doi:10.1111/j.1365-2311.2011.01285.x.
- Stenberg, J. A. (2017). A conceptual framework for integrated pest management. *Trends in Plant Science*, 22(9), 759-769. doi:10.1016/j.tplants.2017.06.010.
- Stenberg, J. A., Heil, M., Åhman, I., & Björkman, C. (2015). Optimizing crops for biocontrol of pests and disease. *Trends in Plant Science*, 20(11), 698-712. doi:10.1016/j.tplants.2015.08.007.
- Stenberg, J. A., & Muola, A. (2017). How should plant resistance to herbivores be measured? *Frontiers in Plant Science*, 8, 663. doi:10.3389/fpls.2017.00663.
- Stern, V. M. R. F., Smith, R., Van den Bosch, R., & Hagen, K. (1959). The integration of chemical and biological control of the spotted alfalfa aphid: the integrated control concept. *Hilgardia*, 29(2), 81-101. doi:10.3733/hilg.v29n02p081.
- Tamiru, A., Bruce, T., Woodcock, C., Caulfield, J. C., Midega, C., Ogot, C., ... Khan, Z. R. (2011). Maize landraces recruit egg and larval parasitoids in response to egg deposition by a herbivore. *Ecology Letters*, 14(11), 1075-1083. doi:10.1111/j.1461-0248.2011.01674.x.
- Thaler, J. S., Olsen, E. L., & Kaplan, I. (2015). Jasmonate-induced plant defenses and prey availability impact the preference and performance of an omnivorous stink bug, *Podisus maculiventris*. *Arthropod-plant interactions*, 9(2), 141-148. doi:10.1007/s11829-015-9357-0.
- Theis, K. R., Dheilly, N. M., Klassen, J. L., Brucker, R. M., Baines, J. F., Bosch, T. C. G., ... Bordenstein, S. R. (2016). Getting the hologenome concept right: An eco-evolutionary framework for hosts and their microbiomes. *mSystems*, 1(2), e00028-16. doi:10.1128/mSystems.00028-16.
- Tucci, M., Ruocco, M., De Masi, L., De Palma, M., & Lorito, M. (2011). The beneficial effect of *Trichoderma* spp. on tomato is modulated by the plant genotype. *Molecular Plant Pathology*, 12(4), 341-354. doi:10.1111/j.1364-3703.2010.00674.x.
- United States Department of Agriculture (USDA). (2018). *Healthy soil for life*. Recuperado de <https://www.nrcs.usda.gov/wps/portal/nrcs/main/soils/health/>.
- Van De Fliert, E., Asmunati, R., & Tantowijoyo, W. (2000). *Participatory approaches and scaling-up*. Documento presentado en ciat Workshop "Working with farmers: the key to adoption of forage technologies. Citeseer. Cayagan de Oro City, Mindanao, Filipinas.
- Van Der Heijden, M. G. A., Bardgett, R. D., & Van Straalen, N. M. (2007). The unseen majority: soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 11(3), 296-310. doi:10.1111/j.1461-0248.2007.01139.x.

- Van Hulst, M., Pelser, M., Van Loon, L. C., Pieterse, C. M. J., & Ton, J. (2006). Costs and benefits of priming for defense in *Arabidopsis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(14), 5602-5607. doi:10.1073/pnas.0510213103.
- Van Opstal, E. J., & Bordenstein, S. R. (2015). Rethinking heritability of the microbiome. *Science*, 349(6253), 1172-1173. doi:10.1126/science.aab3958.
- Vandermeer, J. H. (1992). *The ecology of intercropping*. Massachusetts, EE. UU.: Cambridge University.
- Walker, J. C. (1969). Disease control through exclusion and eradication. En J. C. Walker (Ed.), *Plant Pathology* (pp. 714-740). Nueva York, EE. UU.: McGraw-Hill Book Company.
- Walters, D. R., & Fountaine, J. M. (2009). Practical application of induced resistance to plant diseases: an appraisal of effectiveness under field conditions. *The Journal of Agricultural Science*, 147(5), 523-535. doi:10.1017/S0021859609008806.
- Walters, D. R., & Paterson, L. (2012). Parents lend a helping hand to their offspring in plant defence. *Biology Letters*, 8(5), 871-873. doi:10.1098/rsbl.2012.0416.
- Walters, D. R., Ratsep, J., & Havis, N. D. (2013). Controlling crop diseases using induced resistance: challenges for the future. *Journal of Experimental Botany*, 64(5), 1263-1280. doi:10.1093/jxb/err026.
- Wall, D. H., Bardgett, R. D., & Kelly, E. (2010). Biodiversity in the dark. *Nature geoscience*, 3, 297-298. doi:10.1038/ngeo860.
- Wardle, D. A., Bardgett, R. D., Klironomos, J. N., Setälä, H., Van der Putten, W. H., & Wall, D. H. (2004). Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science*, 304(5677), 1629-1633. doi:10.1126/science.1094875.

- Warner, M. (2006). Wal-Mart eyes organic foods. *New York Times*, 12.
- Willer, H., & Lernoud, J. (2017). *The World of Organic Agriculture*. Frick, Suiza: Statistics and Emerging Trends.
- Woltz, S. S., & Jones, J. P. (1973). Interactions in source of nitrogen fertilizer and liming procedure in the control of *Fusarium*. *HortScience*, 8, 137-138.
- Worrall, D., Holroyd G. H., Moore J. P., Glowacz, M., Croft, P., Taylor J. E., ... Roberts M. R., (2011). Treating seeds with activators of plant defence generates long-lasting priming of resistance to pests and pathogens. *New Phytology*, 193(3), 770-778. doi:10.1111/j.1469-8137.2011.03987.x.
- Yoshioka, Y., Ichikawa, H., Naznin, H. A., Kogure, A., & Hyakumachi, M. (2012). Systemic resistance induced in *Arabidopsis thaliana* by *Trichoderma asperellum* SKT-1, a microbial pesticide of seedborne diseases of rice. *Pest Management Science*, 68(1), 60-66. doi:10.1002/ps.2220.
- Zhu, Y., Chen, H., Fan, J., Wang, Y., Li, Y., Chen, J., ... Mundt, C. C. (2000). Genetic diversity and disease control in rice. *Nature*, 406, 718-722. doi:10.1038/35021046.
- Zilber-Rosenberg, I., & Rosenberg, E. (2008). Role of microorganisms in the evolution of animals and plants: the hologenome theory of evolution. *FEMS Microbiology Review*, 32(5), 723-735. doi:10.1111/j.1574-6976.2008.00123.x.
- Zotarelli, L., Dukes, M., Liu, G., Simonne, E. H., & Agehara, S. (2017). *Principles and practices of irrigation management for vegetables*. Gainesville, EE. UU.: UF/IFAS Extension University of Florida.