



## Factores epidemiológicos vinculados con la pudrición suave del fruto en plantaciones renovadas de banano\*

### Epidemiological factors linked to fruit soft rot in renovated banana plantations

José Pablo Vargas-Fernández<sup>1</sup>, Amy Wang-Wong<sup>2</sup>, Miguel Muñoz-Fonseca<sup>3</sup>, Edgar Valverde-Araya<sup>4</sup>

\* Recepción: 30 de julio, 2025. Aceptación: 27 de febrero, 2026. Este trabajo formó parte de la tesis de licenciatura del primer autor, financiada por Standard Fruit Company de Costa Rica.

<sup>1</sup> Universidad de Costa Rica, Escuela de Agronomía. San José, Costa Rica. [jose.vargasfernandez@ucr.ac.cr](mailto:jose.vargasfernandez@ucr.ac.cr) (autor para correspondencia, <https://orcid.org/0000-0001-5603-1381>).

<sup>2</sup> Universidad de Costa Rica, Escuela de Agronomía, Centro de Investigaciones en Protección de Cultivos. San José, Costa Rica. [awangw57@gmail.com](mailto:awangw57@gmail.com) (<https://orcid.org/0000-0002-6149-3035>).

<sup>3</sup> Standard Fruit Company de Costa Rica, Depto. de Investigación y Desarrollo. Río Frío, Sarapiquí, Costa Rica. [miguel.e.munoz@dole.com](mailto:miguel.e.munoz@dole.com) (<https://orcid.org/0000-0002-7086-7959>).

<sup>4</sup> Corporación Bananera Nacional. La Rita, Pococí, Costa Rica. [evalverde@corbana.co.cr](mailto:evalverde@corbana.co.cr) (<https://orcid.org/0009-0002-3412-7037>).

## Resumen

**Introducción.** La pudrición suave del fruto (PSF) constituye un problema fitosanitario relevante en la producción bananera, particularmente en plantaciones renovadas. La escasa información actualizada sobre variables climáticas y factores epidemiológicos asociados dificulta el diseño de estrategias de manejo efectivas. **Objetivo.** Evaluar la contribución de variables climáticas, vectores insectiles, prácticas culturales y salpique de suelo en la diseminación de la PSF en plantaciones renovadas de banano. **Materiales y métodos.** Se analizó la frecuencia de PSF, variables climáticas y embolse por hectárea en tres etapas del desarrollo del fruto entre 2013 y 2016 en tres plantaciones renovadas de la Región Huetar Caribe de Costa Rica (Río Frío, Valle de la Estrella y Guápiles). Se desarrollaron modelos predictivos a partir de variables con mayor capacidad explicativa sobre el comportamiento epidemiológico de la enfermedad y se seleccionó el más robusto para su validación. Asimismo, se evaluó el potencial de la desflora, la actividad de vectores (*Drosophila* spp.) y el salpique de suelo en Río Frío. **Resultados.** La precipitación acumulada y la humedad relativa mostraron la mayor capacidad explicativa sobre la incidencia de la PSF durante la emisión de la inflorescencia y el embolse. De siete modelos desarrollados, el modelo 2 fue el más apropiado para estimar la enfermedad según la precipitación acumulada y las horas de precipitación. La desflora, la actividad de las moscas y el salpique de suelo, en presencia de *Dickeya chrysanthemi*, incrementaron la frecuencia de la enfermedad en racimos sanos. **Conclusiones.** Las condiciones climáticas favorecen la PSF durante la emisión de la inflorescencia y el embolse. La desflora genera heridas que facilitan el ingreso de *Dickeya chrysanthemi*, *Drosophila* spp. contribuye a su dispersión y el salpique de suelo transporta inóculo a la inflorescencia. El modelo 2 predijo las tendencias de la PSF y se constituye como una herramienta para el manejo integrado.

**Palabras clave:** enfermedades bacterianas del banano, vectores biológicos, salpique de suelo, condiciones predisponentes.



## Abstract

**Introduction.** Fruit soft rot (FSR) constitutes a relevant phytosanitary problem in banana production, particularly in renewed plantations. The limited updated information on climatic variables and associated epidemiological factors constrains the design of effective management strategies. **Objective.** To evaluate the contribution of climatic variables, insect vectors, cultural practices, and soil splash to the dissemination of FSR in renewed banana plantations. **Materials and methods.** The frequency of FSR, climatic variables, and bagging per hectare were analyzed at three stages of fruit development between 2013 and 2016 in three renewed plantations of the Huetar Caribe Region of Costa Rica (Río Frío, Valle de la Estrella, and Guápiles). Predictive models were developed from variables with the highest explanatory capacity regarding the epidemiological behavior of the disease, and the most robust model was selected for validation. Additionally, the potential effect of de-flowering, vector activity (*Drosophila* spp.), and soil splash was evaluated in Río Frío. **Results.** Accumulated precipitation and relative humidity showed the greatest explanatory capacity for FSR incidence during inflorescence emergence and fruit bagging. Among seven developed models, model 2 was the most appropriate for estimating the disease according to accumulated precipitation and precipitation hours. De-flowering, fly activity, and soil splash, in the presence of *Dickeya chrysanthemi*, increased disease frequency in healthy bunches. **Conclusions.** Climatic conditions favor FSR during inflorescence emergence and bagging. De-flowering generates wounds that facilitate the entry of *Dickeya chrysanthemi*, *Drosophila* spp. contributes to its dispersal, and soil splash transports inoculum to the inflorescence. Model 2 predicted FSR trends and constitutes a tool for integrated management.

**Keywords:** banana bacterial diseases, biological vectors, soil splash, predisposing conditions.

## Introducción

La pudrición suave del fruto (PSF) en banano es una enfermedad de precosecha que afecta la calidad del fruto y genera pérdidas económicas importantes (Vargas Fernández et al., 2022). Se ha asociado con *Dickeya dadantii* (Guzmán et al., 2017) y *Dickeya chrysanthemi*, y se sospecha la participación de *Pectobacterium carotovorum* (Vargas Fernández et al., 2022). La PSF es más común en plantaciones renovadas o áreas de cosecha anual, donde las pérdidas alcanzan entre 0,3 y 1,0 toneladas de fruta. Este impacto se agrava por el goteo de exudados hacia frutos cercanos y el rechazo preventivo de fruta sana (Vargas Fernández et al., 2022). No obstante, las investigaciones sobre los factores epidemiológicos en estas condiciones son limitadas y poco actualizadas.

Las plantaciones de banano ofrecen múltiples reservorios para las bacterias del género *Dickeya*. Estos microorganismos presentan una diversidad ambiental aún poco explorada y pueden existir como endófitos o epífitos asintomáticos en plantas, los cuales podrían convertirse, posteriormente, en patógenos bajo condiciones ambientales favorables, como alta humedad o heridas en los tejidos (Toth et al., 2021). Estas bacterias se han aislado con alta frecuencia en estigmas florales del banano; sin embargo, otros estudios discuten su capacidad de supervivencia en suelos agrícolas debido a la competencia microbiana (Guzmán & Wang, 1998). La presencia continua de restos de cosecha en las plantaciones de banano convierte al suelo en un reservorio potencial y una fuente constante de inóculo (Ramírez et al., 2014).

Condiciones específicas presentes en los proyectos de renovación podrían incrementar el riesgo de infección por PSF. En estos sistemas, la floración es uniforme y se concentra en pocas semanas, lo que expone simultáneamente grandes cantidades de fruta a factores bióticos y abióticos. Además, el uso de cultivares Cavendish de porte bajo o

semienano, como Gran Enano o Williams, deja las flores apicales vulnerables al contacto con partículas de suelo salpicadas por la lluvia. Asimismo, la alta densidad del dosel también eleva la humedad relativa, creando un entorno ideal para el desarrollo bacteriano (Prasad & Sinha, 1980).

Las bacterias implicadas en pudriciones blandas prosperan bajo condiciones de alta humedad y precipitación (Aguilar-Anccota et al., 2021), características predominantes en la región Huetar Atlántica, donde se concentra el 98 % de la producción bananera nacional. En este contexto, el desarrollo de modelos matemáticos que integren diferentes variables climáticas resulta esencial para predecir escenarios de riesgo, optimizar estrategias de manejo y profundizar en la comprensión de la dinámica de la enfermedad. Esto favorece la toma de decisiones de manera informada y efectiva en la producción bananera.

El ingreso de *Dickeya* al fruto requiere heridas que faciliten su penetración, las cuales, en banano, ocurren principalmente durante la desflora. Esta labor tiene como propósito eliminar restos florales para prevenir daños físicos, enfermedades fúngicas y ataques de insectos (Guzmán et al., 2017). Estos últimos juegan un papel clave en la diseminación de enfermedades causadas por bacterias del género *Dickeya* (Grenier et al., 2006; Nadarasah & Stavrinides, 2011; Orlovskis et al., 2015). Este tipo de bacterias fueron aisladas de algunos géneros y especies de insectos, incluidos *Dysdercus* sp., *Trigona* spp., *Apis mellifera*, *Ceratitis capitata* y *Anastrepha* sp., lo que evidencia su rol en la dispersión del patógeno (Guzmán & Wang, 1998).

La PSF representa un desafío importante para la producción bananera, especialmente en áreas de renovación y siembras nuevas, donde las pérdidas económicas pueden ser considerables. La limitada y desactualizada información sobre los factores epidemiológicos que inciden en su diseminación dificulta el diseño de estrategias de manejo efectivas y sostenibles. Comprender la influencia de variables climáticas, prácticas agrícolas y posibles vectores resulta fundamental para reducir el riesgo de diseminación, mitigar el impacto de la enfermedad y fortalecer la productividad del cultivo. Por lo tanto, el objetivo de esta investigación fue evaluar la contribución de variables climáticas, vectores insectiles, prácticas culturales y salpique de suelo en la diseminación de la PSF en plantaciones renovadas de banano.

## Materiales y métodos

### Análisis y modelado de la incidencia de la PSF en función de variables climáticas

Se recopiló información sobre la incidencia de la PSF y de datos históricos de variables climáticas obtenidos de estaciones meteorológicas y registros de embolse por hectárea correspondiente a los proyectos de renovación realizados entre 2013 y 2016 por la empresa Dole, Standard Fruit Company de Costa Rica. El estudio abarcó tres localidades productoras de banano de la Región Huetar Caribe: Río Frío (10.331884 N, 83.896878 O), Valle de la Estrella (9.730419 N, 82.995831 O) y Guápiles (10.319604 N, 83.756474 O). Las variables climáticas analizadas incluyeron precipitación acumulada (mm), horas de precipitación, humedad relativa (%), horas de mojadura foliar y temperaturas máxima y mínima (°C). La incidencia de la enfermedad correspondió al conteo de frutos con síntoma por racimo durante la cosecha, en frutas de 12 semanas de edad.

Para evaluar la influencia de las variables sobre la incidencia de la PSF en distintos momentos del desarrollo de la fruta, los datos se agruparon en tres categorías: 1) emisión de la inflorescencia y el embolse: registros correspondientes a la semana de embolse, así como a la semana anterior y posterior, periodo en que la inflorescencia está expuesta y se realizan labores culturales como la desflora y el embolse; 2) desarrollo del racimo: sumatoria de los registros desde la semana de embolse hasta la semana de cosecha, en esta etapa se consideraron frutas de 11 y 12 semanas de desarrollo desde la colocación de la bolsa plástica; y 3) fase previa a la cosecha: sumatoria de los registros de las tres semanas anteriores a la cosecha.

Se realizó un análisis de componentes principales como herramienta multivariada en RStudio versión 2023.12.0.369. Este enfoque permitió identificar relaciones entre las variables climáticas, el embolse por hectárea y la incidencia máxima y promedio de la PSF, así como determinar las variables con mayor capacidad explicativa, con base en la calidad de la representación de cada indicador en el mapa de factores ( $\cos^2$ ). Además, se elaboraron gráficos para visualizar el comportamiento de la PSF, el embolse por hectárea y la precipitación acumulada en las localidades de Valle de la Estrella y Río Frío, con el objetivo de identificar posibles patrones y tendencias.

El modelado de la enfermedad en función de variables climáticas se realizó mediante una base de datos principal, dividida aleatoriamente en dos subconjuntos. El primero, compuesto por el 75 % de los datos, se utilizó para el desarrollo de los modelos, mientras que el segundo, con el 25 % restante, se destinó a la validación. Se desarrollaron siete modelos a partir de las variables climáticas con mayor  $\cos^2$ , identificadas mediante el análisis multivariado con base en el análisis de componentes principales. Posteriormente, los modelos fueron discriminados para seleccionar el más apropiado para la fase de validación, basado en diversos criterios estadísticos como el sesgo, el valor p del modelo, el valor p del test de Wilcoxon, el coeficiente de determinación ( $R^2$ ), el error cuadrático medio de predicción, el criterio de información de Akaike y el criterio de información bayesiano. Finalmente, el modelo seleccionado se validó con los datos de 2015 en las tres localidades en estudio.

### Potenciales factores de diseminación de la PSF

La evaluación de los factores de diseminación de la PSF se realizó en Río Frío, cantón de Sarapiquí, Heredia, Costa Rica, durante 2017. El área seleccionada para instalar los ensayos fue el cable n.º 61 de la finca Río Frío, área de producción comercial con baja incidencia de la enfermedad. El material vegetal empleado en las pruebas de campo fue el cultivar Gran Enano AAA (subgrupo Cavendish), proveniente de plantaciones comerciales.

### Potencial de labores culturales en la diseminación de la PSF

Se evaluó el efecto de la práctica de desflora (remoción de restos florales) en la dispersión de *Dickeya chrysanthemi* (Cuadro 1). Los tratamientos se realizaron durante el embolse, en el caso de la desflora con tijeras, y entre una y dos semanas después para la desflora manual. Las tijeras y las manos del operario se sumergieron en una suspensión preparada según el estándar McFarland #0,5 ( $1,5 \times 10^8$  UFC/mL de *D. chrysanthemi*), identificada

**Cuadro 1.** Descripción de los tratamientos aplicados para evaluar el potencial de la desflora en la dispersión de *Dickeya chrysanthemi*. Finca Río Frío, Sarapiquí, Costa Rica. 2017.

**Table 1.** Description of the treatments applied to evaluate the potential of de-flowering in the dispersal of *Dickeya chrysanthemi*. Río Frío farm, Sarapiquí, Costa Rica. 2017.

| Tratamiento | Descripción                                     |
|-------------|-------------------------------------------------|
| T1          | Testigo (no desflora)                           |
| T2          | No desflora + <i>D. chrysanthemi</i> *          |
| T3          | Desflora con tijeras                            |
| T4          | Desflora con tijeras + <i>D. chrysanthemi</i> * |
| T5          | Desflora manual                                 |
| T6          | Desflora manual + <i>D. chrysanthemi</i> *      |

\*Inóculo de *D. chrysanthemi* equivalente al estándar McFarland #0,5 ( $1,5 \times 10^8$  UFC/mL). / \*Inoculum of *D. chrysanthemi* equivalent to the McFarland standard #0.5 ( $1.5 \times 10^8$  CFU/mL).

previamente (Vargas Fernández et al., 2022). La unidad experimental correspondió a la inflorescencia de una planta. Cada tratamiento fue aplicado en diez inflorescencias, distribuidas aleatoriamente en tres parcelas de 1100 m<sup>2</sup>. La incidencia de PSF se evaluó durante la cosecha, en frutas de 12 semanas de edad, mediante el conteo de frutos con síntoma por racimo.

### Potencial de *Drosophila* spp. en la diseminación de la PSF

Se evaluó el potencial de moscas del género *Drosophila* como vectores de *D. chrysanthemi*. Las moscas utilizadas fueron obtenidas de un cultivo aséptico proporcionado por la Escuela de Biología de la Universidad de Costa Rica, lo que garantizó la ausencia de contaminantes externos. Para asegurar la portación de la bacteria, las moscas fueron alimentadas durante 48 h con frutos de banano inoculados previamente con una suspensión bacteriana ajustada al estándar McFarland #0,5 (equivalente a  $1,5 \times 10^8$  unidades formadoras de colonias de *D. chrysanthemi* por mililitro [UFC/mL]). La unidad experimental fue la inflorescencia de una planta de banano. Cada tratamiento fue aplicado en diez plantas, distribuidas aleatoriamente en tres parcelas de 1100 m<sup>2</sup>.

Cuando la inflorescencia se hizo visible, se implementó un sistema de doble embolse mediante una bolsa de polietileno azul de alta densidad y una bolsa blanca de tela no tejida de polipropileno (Agriban) (Cuadro 2), con el fin de aislar la inflorescencia y prevenir el ingreso de otros insectos. Una semana después del embolse, se realizó la desflora manual manteniendo las condiciones asépticas y las moscas fueron liberadas dentro del sistema de doble embolse, donde permanecieron alrededor del racimo por un lapso de 48 h y después fueron retiradas. La incidencia de la PSF se evaluó al momento de cosechar frutas de aproximadamente 12 semanas de edad, mediante el conteo del número de frutos con síntoma por racimo.

**Cuadro 2.** Descripción de los tratamientos aplicados en la evaluación del potencial vectorial de *Drosophila* spp. en la dispersión de *Dickeya chrysanthemi*. Finca Río Frío, Sarapiquí, Costa Rica. 2017.

**Table 2.** Description of the treatments applied to evaluate the vector potential of *Drosophila* spp. in the dispersal of *Dickeya chrysanthemi*. Río Frío farm, Sarapiquí, Costa Rica. 2017.

| Tratamiento | Descripción                                         |
|-------------|-----------------------------------------------------|
| T1*         | Testigo                                             |
| T2**        | <i>Drosophila</i> spp. + <i>D. chrysanthemi</i> *** |
| T3**        | <i>Drosophila</i> spp. - <i>D. chrysanthemi</i>     |

\* Embolse realizado con bolsa de polietileno azul de alta densidad (HDPE, por sus siglas en inglés). \*\* Embolse realizado con bolsa HDPE y bolsa blanca de tela no tejida de polipropileno (Agriban) para evitar la salida de *D. chrysanthemi*. \*\*\* Inóculo de *D. chrysanthemi* equivalente al estándar McFarland #0,5 ( $1,5 \times 10^8$  UFC/mL). / \* Bagging made with high-density blue polyethylene (HDPE) bag. \*\* Bagging made with a HDPE bag and a white polypropylene nonwoven bag (Agriban) to prevent the escape of *D. chrysanthemi*. \*\*\* *D. chrysanthemi* inoculum equivalent to McFarland standard #0.5 ( $1.5 \times 10^8$  CFU/mL).

### Potencial del salpique de suelo en la diseminación de la PSF

Se evaluó la capacidad de *D. chrysanthemi* para dispersarse mediante el salpique de suelo. Se recolectó un kilogramo de suelo proveniente de un área con baja incidencia de PSF, el cual fue lavado, molido y secado al aire. Posteriormente, el suelo se humedeció con agua desionizada y se dividió en dos fracciones de 0,5 kg cada una: I) suelo testigo (- *D. chrysanthemi*), sin adición de la bacteria, control negativo; y II) suelo inoculado (+ *D. chrysanthemi*), incubado durante 48 h con 200 mL de una suspensión bacteriana ajustada al estándar McFarland #0,5 (equivalente a  $1,5 \times 10^8$  UFC/mL de *D. chrysanthemi*). A partir de cada fracción, se preparó una suspensión de 0,5 L con agua desionizada.

Ambas suspensiones se asperjaron directamente sobre los tejidos de la inflorescencia cuando esta alcanzó la etapa óptima para realizar la desflora manual, aproximadamente una semana después de la emisión floral. El tratamiento testigo fue asperjado únicamente con agua desionizada (Cuadro 3). La unidad experimental correspondió a la inflorescencia de una planta de banano. Cada tratamiento fue aplicado en diez plantas, distribuidas aleatoriamente en tres parcelas de 1100 m<sup>2</sup>. La incidencia de la PSF se evaluó durante la cosecha, en frutas de 12 semanas de edad, mediante el conteo de los frutos con síntomas por racimo.

**Cuadro 3.** Descripción de los tratamientos aplicados para evaluar la dispersión de *Dickeya chrysanthemi* mediante el salpique de suelo. Finca Río Frío, Sarapiquí, Costa Rica. 2017.

**Table 3.** Description of the treatments applied to evaluate the dispersal of *Dickeya chrysanthemi* by soil splashing. Río Frío farm, Sarapiquí, Costa Rica. 2017.

| Tratamiento | Descripción                                     |
|-------------|-------------------------------------------------|
| T1*         | Testigo                                         |
| T2*         | Suspensión de suelo - <i>D. chrysanthemi</i>    |
| T3*         | Suspensión de suelo + <i>D. chrysanthemi</i> ** |

\* Labor de desflora manual. \*\* Inóculo de *D. chrysanthemi* equivalente al estándar McFarland #0,5 ( $1,5 \times 10^8$  UFC/mL). / \* Manual de-flowering. \*\* *D. chrysanthemi* inoculum equivalent to McFarland standard #0.5 ( $1.5 \times 10^8$  CFU/mL).

## Análisis estadístico

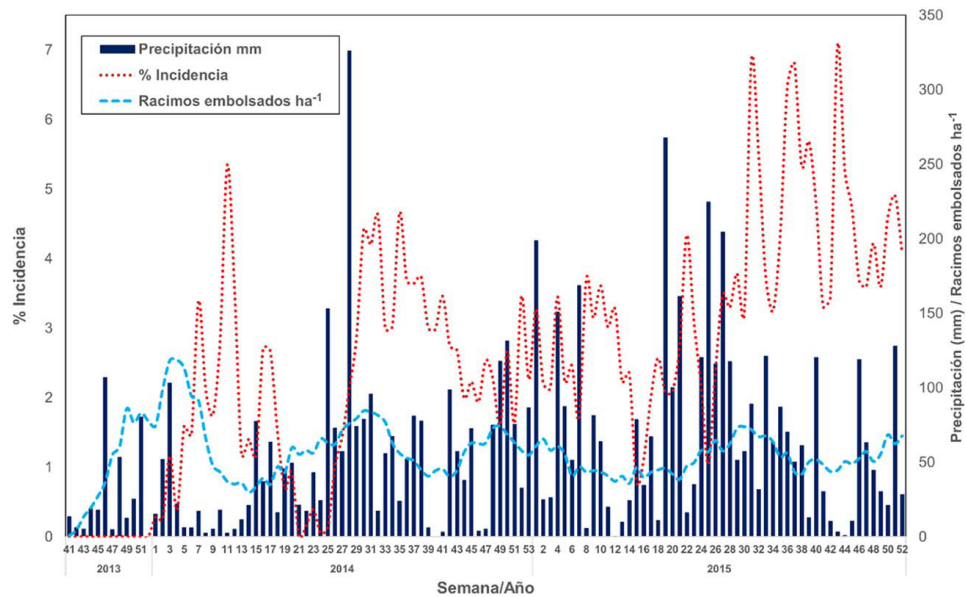
Para la incidencia de la PSF, se determinaron estadísticos descriptivos como la media, la desviación estándar y la varianza. Posteriormente, se comprobaron los supuestos de normalidad y homocedasticidad. Cuando estos supuestos se cumplieron, se procedió con un análisis de varianza de una vía en RStudio versión 2023.12.0.369, con una significancia estadística determinada en  $p \leq 0,05$ . Cuando hubo significancia estadística se efectuó una prueba LSD de Fisher ( $p \leq 0,05$ ).

## Resultados

### Análisis y modelado de la incidencia de la PSF en función de variables climáticas

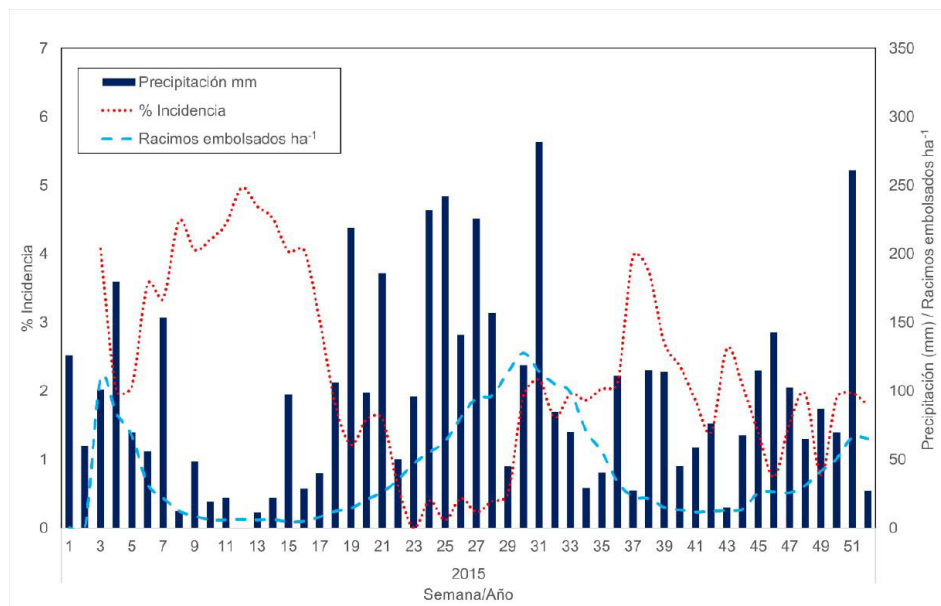
El análisis de las variables climáticas permitió identificar un patrón consistente en las tres localidades. Durante 2015, año influenciado por el fenómeno de La Niña, se registraron mayores niveles de precipitación en la región Caribe de Costa Rica y un aumento en la PSF. Este comportamiento fue mayor en el Valle de La Estrella, donde, durante la segunda mitad de 2015, la incidencia osciló, en términos generales, entre 3 % y 7 %, mientras que en el año anterior se mantuvo alrededor de 1,5 % (Figura 1).

El embolse se incluyó en el análisis de la PSF con el propósito de evaluar su relación con las variables climáticas. En Valle de La Estrella (Figura 1) y Río Frío (Figura 2), se evidenció un incremento en la enfermedad cuando los picos de precipitación coincidieron con períodos de alta parición y mayor número de racimos embolsados por hectárea. El análisis temporal mostró un desfase variable entre los eventos de precipitación y embolse y los posteriores aumentos en la incidencia, estimado entre 5 y 9 semanas al inicio del año y alrededor de



**Figura 1.** Comportamiento de la incidencia de la pudrición suave del fruto, la precipitación acumulada y el número de racimos embolsados por hectárea. Valle de La Estrella, Finca Atalanta, Costa Rica. 2013-2015.

**Figure 1.** Behavior of the incidence of fruit soft rot, accumulated precipitation, and the number of bunches bagged per hectare. Valle de La Estrella, Finca Atalanta, Costa Rica. 2013-2015.

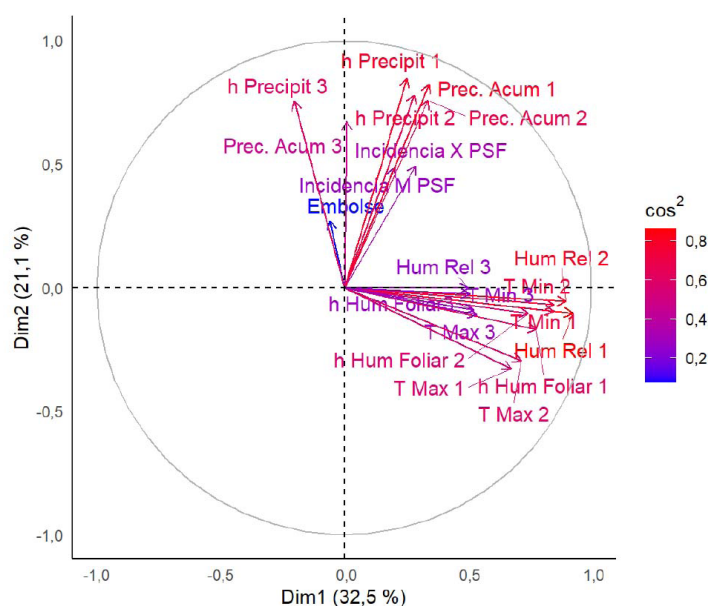


**Figura 2.** Comportamiento de la incidencia de la pudrición suave del fruto, la precipitación acumulada y el número de racimos embolsados por hectárea. Río Frío, Costa Rica. 2015.

**Figure 2.** Behavior of the incidence of fruit soft rot, accumulated precipitation, and the number of bunches bagged per hectare. Río Frío, Costa Rica. 2015.

6 semanas en la segunda mitad del período evaluado. Estos intervalos son consistentes con el tiempo de desarrollo del fruto hasta la cosecha, lo que sugiere una ventana crítica de vulnerabilidad asociada a este proceso, durante el cual las condiciones ambientales podrían favorecer la expresión de la enfermedad.

El análisis multivariado mediante análisis de componentes principales evidenció que los vectores de precipitación acumulada, horas de precipitación y humedad relativa presentaron valores altos de  $\cos^2$ , lo que indica una mayor contribución a la variabilidad total de los datos y una correlación positiva con la incidencia de PSF (Figura 3). El vector asociado a los racimos embolsados por hectárea mostró un valor bajo de  $\cos^2$ , lo que refleja una menor capacidad explicativa dentro del modelo. Sin embargo, su orientación cercana al vector de incidencia de PSF sugiere una relación positiva, aunque moderada.



**Figura 3.** Análisis de componentes principales de la incidencia de pudrición suave del fruto y su relación con variables climáticas y embolsaje por hectárea. Río Frío, Valle de la Estrella y Guápiles, Costa Rica. 2013-2016.

El color del vector ( $\cos^2$ ) muestra la contribución relativa de las variables. **Prec. Acum:** Precipitación acumulada. **h Precipit:** Horas de precipitación. **Hum Rel:** Humedad relativa. **Hum Foliar:** Humedad foliar. **T Max y T Min:** Temperaturas máxima y mínima. **Embolse:** Racimos embolsados por hectárea. Números indican la categoría en la que se ubican las variables: 1) Variables registradas durante la semana de embolsaje, incluyendo la semana anterior y posterior; 2) Variables acumuladas desde la semana de embolsaje hasta la semana de cosecha (11-12 semanas); y 3) Variables correspondientes a las tres semanas previas a la cosecha.

**Figure 3.** Principal component analysis of the incidence of soft fruit rot and its relationship with climatic variables and bagging per hectare. Río Frío, Valle de la Estrella, and Guápiles, Costa Rica. 2013-2016.

The color of the vector ( $\cos^2$ ) shows the relative contribution of the variables. **Prec. Acum:** Accumulated precipitation. **h Precipit:** Hours of precipitation. **Hum Rel:** Relative humidity. **Hum Foliar:** Leaf moisture. **T Max and T Min:** Maximum and minimum temperatures. **Bagging:** Bagged bunches per hectare. Numbers indicate the category in which the variables are located: 1) Variables recorded during the week of bagging, including the week before and after; 2) Cumulative variables from the week of bagging to the week of harvest (11-12 weeks); and 3) Variables corresponding to the three weeks prior to harvest.

Las variables de las categorías 1 y 2 (Prec. Acum 1 y 2, h Precipit 1 y 2, Hum Rel 1 y 2), relacionadas con los registros de condiciones climáticas durante la emisión de inflorescencia y el embolsaje, y el periodo de desarrollo de la fruta (11 a 12 semanas hasta la cosecha), presentaron valores altos de  $\cos^2$  y fueron las más significativas

para explicar la incidencia de PSF. En contraste, las variables de la categoría 3, que representan las condiciones climáticas al momento de la cosecha, obtuvieron valores más bajos.

A partir de las variables con mayor  $\cos^2$  de la categoría 1, se desarrollaron siete modelos predictivos (Cuadro 4). El modelo 2 destacó como el más eficiente para pronosticar la incidencia de PSF debido a su sesgo, su coeficiente de determinación de 0,45, el criterio de información de Akaike de 262,62 y el criterio de información Bayesiano de 273,53. Además, el  $p$ -valor fue significativo ( $<0,0001$ ), lo cual confirma su validez estadística, y la prueba de Wilcoxon ( $p = 0,5698$ ) indicó que la mediana de las predicciones no difiere significativamente de la mediana de los valores reales.

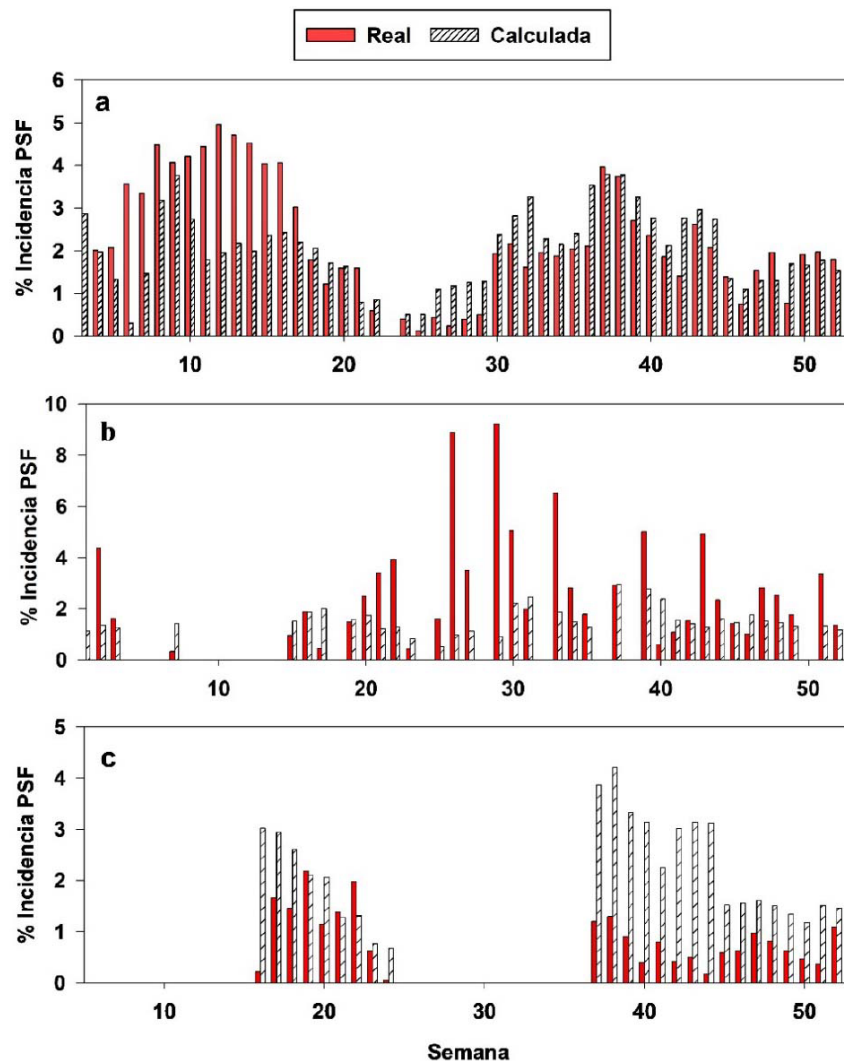
**Cuadro 4.** Parámetros estadísticos de los modelos para la estimación de la incidencia de la pudrición suave del fruto en función de variables climáticas. Río Frío, Guápiles y Valle de la Estrella, Costa Rica. 2013-2016.

**Table 4.** Statistical parameters of the models for estimating the incidence of soft fruit rot based on climatic variables. Río Frío, Guápiles, and Valle de la Estrella, Costa Rica. 2013-2016.

| Modelo | Ecuación                                                                                        | Porcentaje de sesgo | p-Wilcoxon | p-valor modelo | R <sup>2</sup> | ECMP | AIC    | BIC    |
|--------|-------------------------------------------------------------------------------------------------|---------------------|------------|----------------|----------------|------|--------|--------|
| 1      | Incidencia PSF = $-4,38 + 0,0041$ (Prec. Acum 1) + $0,0041$ (h Precipit 1) + $0,02$ (Hum Rel 1) | -77,20              | <0,0001    | <0,0001        | 0,46           | 0,62 | 263,60 | 277,23 |
| 2      | Incidencia PSF = $0,26 + 0,0048$ (Prec. Acum 1) + $0,0048$ (h Precipit 1)                       | -0,20               | 0,57       | <0,0001        | 0,45           | 0,62 | 262,62 | 273,53 |
| 3      | Incidencia PSF = $-4,52 + 0,0049$ (Prec. Acum 1) + $0,02$ (Hum Rel 1)                           | 41,60               | 0,02       | <0,0001        | 0,45           | 0,61 | 261,84 | 272,75 |
| 4      | Incidencia PSF = $-8,52 + 0,02$ (h Precipit 1) + $0,03$ (Hum Rel 1)                             | 67,80               | <0,0001    | <0,0001        | 0,43           | 0,64 | 267,24 | 278,15 |
| 5      | Incidencia PSF = $0,29 + 0,01$ (Prec. Acum 1)                                                   | -53,10              | 0,01       | <0,0001        | 0,45           | 0,60 | 260,95 | 269,13 |
| 6      | Incidencia PSF = $0,19 + 0,03$ (h Precipit 1)                                                   | -9,10               | 0,22       | <0,0001        | 0,41           | 0,64 | 269,18 | 277,36 |
| 7      | Incidencia PSF = $-22,58 + 0,09$ (Hum Rel 1)                                                    | -121,30             | <0,0001    | <0,0001        | 0,33           | 0,72 | 283,27 | 291,35 |

**Prec. Acum 1:** Precipitación acumulada. **h Precipit 1:** Horas de precipitación. **Hum Rel 1:** Humedad relativa. **PSF:** Pudrición suave del fruto. **p-Wilcoxon:** Valor p de la prueba de Wilcoxon. **p-valor modelo:** Nivel de significancia del modelo. **R<sup>2</sup>:** Coeficiente de determinación. **ECMP:** Error cuadrático medio de predicción. **AIC:** Criterio de información de Akaike. **BIC:** Criterio de información Bayesiano. / **Prec. Acum 1:** Accumulated precipitation. **h Precipit 1:** Hours of precipitation. **Hum Rel 1:** Relative humidity. **PSF:** Soft fruit rot. **p-Wilcoxon:** Value p of the Wilcoxon test. **p-valor modelo:** Significance level of the model. **R<sup>2</sup>:** Coefficient of determination. **ECMP:** Mean squared prediction error. **AIC:** Akaike information criterion. **BIC:** Bayesian information criterion.

Con base en los indicadores, el modelo 2 fue seleccionado para predecir la PSF en Río Frío, Guápiles y Valle de la Estrella para el 2015 en el 25 % de los datos disponibles. En Río Frío, el modelo reprodujo de manera aceptable las tendencias generales en la incidencia de la enfermedad a lo largo del año; no obstante, su desempeño fue limitado durante los picos de mayor incidencia observados en la primera mitad del año, entre las semanas 11 y 15 de 2015, donde la predicción no logró reflejar adecuadamente la magnitud real. Esta discrepancia evidenció una subestimación del modelo en un periodo crítico con mayor PSF, aunque la correlación global entre la incidencia real y la calculada se mantuvo dentro de rangos satisfactorios. Cabe señalar un desempeño comparativamente mejor en la segunda mitad del año, donde las estimaciones se ajustaron con mayor precisión a la dinámica observada de la enfermedad (Figura 4a).



**Figura 4.** Comparación entre la incidencia real registrada en las tres localidades y la incidencia calculada por el modelo (incidencia de la pudrición suave del fruto [PSF] =  $0,26 + 0,0048$  [precipitación acumulada 1] +  $0,0048$  [horas de precipitación 1]). **a)** Río Frío, **b)** Valle de la Estrella y **c)** Guápiles, Costa Rica. 2015.

1 = variable acumulada durante la semana de embolsado, la semana anterior y la semana posterior.

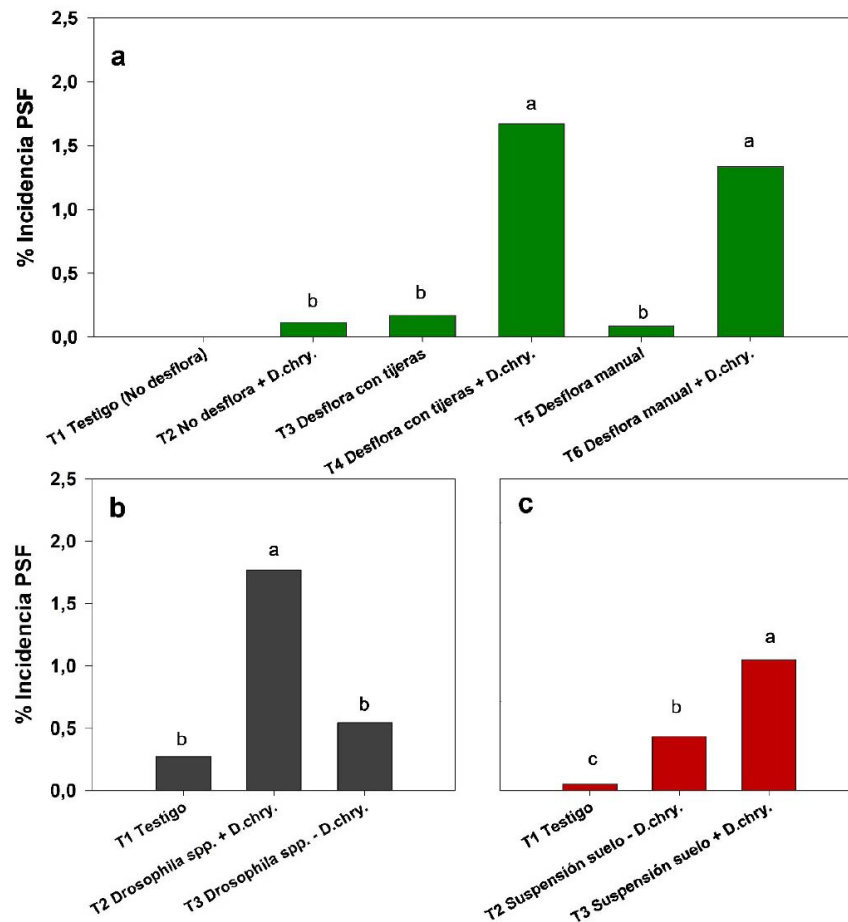
**Figure 4.** Comparison between the actual incidence recorded in the three localities and the incidence calculated by the model (incidence of mild fruit rot [PSF] =  $0.26 + 0.0048$  [accumulated precipitation 1] +  $0.0048$  [hours of precipitation 1]). **a)** Río Frío, **b)** Valle de la Estrella and **c)** Guápiles, Costa Rica. 2015.

1 = variable accumulated during the week of the bagging, the week before, and the week after.

En Valle de la Estrella, los resultados evidenciaron una mayor variabilidad entre la incidencia real y la calculada en comparación con Río Frío, destacándose las diferencias en las semanas 2, 29, 38 y 48 (Figura 4b). Aunque el modelo logró capturar las tendencias generales, no reprodujo con precisión la magnitud en eventos específicos donde la incidencia real fue más alta. En Guápiles, el modelo reprodujo las tendencias estacionales de la PSF con una tendencia a subestimar en las semanas de mayor incidencia (Figura 4c).

### Potenciales factores de diseminación de la PSF

La incidencia de PSF se evaluó considerando el potencial de diferentes factores de diseminación, entre ellos la interacción con *Drosophila* spp., la desflora y el salpique de suelo. Los resultados revelaron que la ausencia de desflora y del patógeno se asocian con una baja o nula frecuencia. En contraste, cuando la desflora se efectuó en presencia de inóculo, la enfermedad aumentó significativamente, superando un 1,2 % (Figura 5a).



**Figura 5.** Incidencia de la pudrición suave del fruto (PSF) en racimos de 12 semanas de edad debido a la presencia de inóculo de *Dickeya chrysanthemi* (D.chry.) (equivalente al estándar McFarland #0,5 [ $1,5 \times 10^8$  UFC/mL]) durante **a)** la realización de la desflora, **b)** en moscas *Drosophila* spp., y **c)** en una suspensión de suelo. Finca Río Frío, Sarapiquí, Costa Rica. 2017.

$n = 10$ . Promedios seguidos de una letra distinta son estadísticamente diferentes según una prueba de LSD Fisher ( $p \leq 0,05$ ).

**Figure 5.** Incidence of fruit soft rot (PSF) in 12-week-old fruit clusters due to the presence of *Dickeya chrysanthemi* (D.chry.) inoculum (equivalent to McFarland standard #0.5 [ $1.5 \times 10^8$  CFU/mL]) during **a)** de-flowering, **b)** in *Drosophila* spp. flies, and **c)** in a soil suspension. Río Frío farm, Sarapiquí, Costa Rica. 2017.

$n = 10$ . Averages followed by a different letter are statistically different according to an LSD Fisher test ( $p \leq 0.05$ ).

Los resultados de la incidencia de PSF en frutos de 12 semanas de edad expuestos a *Drosophila* spp., con contacto previo con *D. chrysanthemi*, mostraron que la visita de insectos anteriormente expuestos al patógeno incrementó significativamente la incidencia (Figura 5b). La sola presencia de insectos no infectados no generó diferencias significativas respecto al testigo.

### Potencial del salpique de suelo en la diseminación de la PSF

El análisis de la dispersión por salpique de suelo demostró que la aspersión de frutos con una suspensión de suelo inoculado con *D. chrysanthemi* aumentó notablemente la incidencia de la PSF en comparación con los frutos que no fueron expuestos al patógeno (Figura 5c). En el tratamiento testigo, la incidencia fue mínima (~0,1 %), significativamente inferior respecto al tratamiento de suelo inoculado.

## Discusión

El comportamiento observado de la pudrición suave del fruto sugiere que su desarrollo no depende de un único factor, sino de la convergencia entre condiciones ambientales favorables, la susceptibilidad del hospedero y la disponibilidad efectiva de inóculo. En Costa Rica, esta enfermedad se ha asociado a bacterias del género *Dickeya* (anteriormente *Erwinia*) (Vargas Fernández et al., 2022), patógenos con amplia plasticidad ecológica y capacidad de afectar diversos cultivos, incluidos cebolla, tomate y papa (Guzmán et al., 2017). Para que ocurra la infección, se deben considerar las fuentes de inóculo que permiten a estas bacterias alcanzar poblaciones suficientes para inducir el quorum sensing y activar factores de virulencia, que aceleran o retardan el progreso de los síntomas (Jiang et al., 2016; Nasser et al., 2012; Reverchon et al., 2016).

La persistencia de *Dickeya* en residuos de cosecha en descomposición y cuerpos de agua asociados al sistema de producción (Burr & Schroth, 1977; Guzmán & Wang, 1998; Lamichhane & Bartoli, 2015; Toth et al., 2021) sugiere que las plantaciones funcionan como reservorios permanentes de inóculo. Estos ambientes favorecen infecciones latentes que pueden reactivarse bajo condiciones propicias (Toth et al., 2021), lo que respalda la importancia del tamaño y la variedad de fuentes de inóculo en la epidemiología del sistema. En consecuencia, la interacción entre acumulación de inóculo, condiciones microclimáticas y mecanismos de dispersión incrementa la probabilidad de desarrollo de la enfermedad.

En plantaciones renovadas, la sincronización de la floración en periodos cortos, llamados “picos de parición”, expone simultáneamente numerosas inflorescencias a ventanas críticas de infección. Aunque la interacción ha sido poco estudiada en banano, se ha descrito en maíz con *Erwinia carotovora* var. *chrysanthemi*, donde la probabilidad de infección aumenta durante periodos críticos que coinciden con condiciones ambientales favorables para el patógeno (Prasad & Sinha, 1980). Además, la tendencia del uso de cultivares de porte bajo o semienanos, como Gran Enano o Williams, aproxima los racimos al suelo, lo que podría facilitar el contacto con partículas contaminadas durante eventos de precipitación intensa. Esto refuerza la hipótesis de que la arquitectura del cultivo influye en la dinámica epidemiológica observada.

La densidad del dosel constituye un factor determinante en la modificación del microclima interno del cultivo, ya que incrementa la humedad relativa y reduce la ventilación, condiciones que pueden favorecer la proliferación y dispersión de bacterias fitopatógenas (Blomme et al., 2017). Bajo este contexto, y aunque se requiere validación mediante estudios experimentales controlados, se ha propuesto la hipótesis de que plantaciones con predominio de plantas de mayor altura podrían registrar una menor incidencia de la PSF. En estos sistemas, la dinámica epidemiológica estaría más asociada a la transmisión mecánica mediante herramientas contaminadas y con la participación de vectores insectiles.

Las condiciones climáticas desempeñan un papel fundamental en la incidencia de la PSF en banano, especialmente en la vertiente Caribe de Costa Rica. Esta región se caracteriza por temperaturas elevadas, cercanas a los 35 °C, y una humedad relativa superior al 70 %, condiciones altamente favorables para el desarrollo y la proliferación del patógeno (Acón-Ho et al., 2013). Asimismo, el uso creciente de sistemas de riego tecnificados en la industria bananera podría incrementar inadvertidamente su propagación, al mantener niveles elevados de humedad en el suelo (Aguilar-Ancota et al., 2021).

Estudios preliminares han evidenciado que la incidencia de la PSF en proyectos de renovación incrementa significativamente cuando la precipitación acumulada semanal supera los 100 mm, en especial si coincide con periodos de alta emisión de inflorescencias. Estas condiciones generan un microclima más húmedo que favorece la supervivencia del patógeno y su dispersión por salpicadura. Los picos de infección en banano suelen observarse después de eventos de alta precipitación en suelos con problemas de drenaje (Blomme et al., 2017). Este fenómeno no es exclusivo del banano; en cultivos como el maíz también se ha documentado un aumento significativo de la pudrición cuando las precipitaciones exceden los 87 mm (Kumar et al., 2017).

El análisis detallado de las variables climáticas del estudio reveló una correlación positiva entre la precipitación, la humedad relativa y la incidencia de la PSF. Las etapas críticas del embolse y la desflora presentaron los valores más altos del coeficiente de determinación, lo que indica una mayor vulnerabilidad durante estos momentos, especialmente en las fases iniciales del desarrollo de la inflorescencia. Los modelos aplicados en las fincas de Río Frío, Valle de la Estrella y Guápiles evidenciaron diferencias importantes en su capacidad predictiva. Solo en Río Frío las variables evaluadas permitieron predecir la incidencia de la enfermedad con relativa precisión. En contraste, en Valle de la Estrella y Guápiles el ajuste fue limitado, lo que sugiere la influencia de factores adicionales no contemplados en el modelo, como variaciones microclimáticas, diferencias en las prácticas de manejo agrícola y particularidades en la dinámica del patógeno.

Debido a las variaciones microclimáticas entre las localidades, así como las diferencias en el manejo agrícola y la estructura del cultivo, resulta fundamental desarrollar y validar modelos específicos para cada zona de producción. La creación de modelos ajustados a cada localidad no solo mejora la precisión predictiva, sino que también permite la implementación de estrategias de manejo más eficaces y adaptadas a las condiciones particulares de cada región.

Se han identificado bacterias del género *Erwinia* en los estigmas florales del banano (Guzmán & Wang, 1998). Aunque su presencia en estos tejidos es transitoria, se ha documentado la capacidad de ciertos patógenos para migrar a través de los conductos estigmáticos y permanecer latentes en el interior del fruto, lo cual constituye una fuente potencial de inóculo (Jiménez Elvira et al., 2022). Este hallazgo destaca la necesidad de considerar los órganos florales como un punto crítico en la ruta de infección.

La manipulación del racimo de banano, en especial durante la desflora, representa un momento crucial que puede influir significativamente en la incidencia de la PSF (Villalobos et al., 2017; Villalta et al., 2019). Durante esta práctica agrícola, se alteran las barreras naturales del tejido floral, lo que facilita la colonización por patógenos epifíticos presentes en el ambiente (Kaya & Vega, 2012). La remoción de residuos florales genera heridas que actúan como puertas de entrada para el inóculo bacteriano e incrementa considerablemente la probabilidad de infección (Lindow & Brandl, 2003). Este hallazgo coincide con estudios que demuestran que minimizar las prácticas agrícolas que ocasionan heridas (Agrios, 2005) o la desinfección de las herramientas (Jones & Daniells, 2018) reduce la incidencia de enfermedades causadas por bacterias.

La importancia de estas prácticas se refleja en los resultados de este trabajo, en los que la incidencia de la PSF fue baja cuando se retiraron los restos florales sin aplicar inóculo de *D. chrysanthemi*. Esto sugiere que parte del inóculo está presente, de manera natural o epifítica, en la plantación y puede ser transportado por el operario durante las labores culturales (Guzmán & Wang, 1998). Por lo tanto, se recomienda implementar medidas de manejo que minimicen los daños físicos y reduzcan la exposición a fuentes de inóculo.

El papel de los insectos en la dispersión de enfermedades y el patrón aleatorio de los síntomas de PSF sugiere una importante participación de estos vectores. Las plantaciones bananeras albergan una diversidad de dípteros de los géneros *Drosophila*, *Otitidae*, *Tephritidae*, *Muscidae* y *Neriidae* (Corby-Harris et al., 2007; Molina et al., 1974), los cuales fungen como portadores de patógenos (Grenier et al., 2006). Estos insectos visitan la inflorescencia durante su desarrollo y trasladan bacterias desde frutos infectados hacia plantas sanas (Orlovskis et al., 2015). Se ha observado que abejas del género *Trigona* y otros dípteros son atraídos por el néctar floral y la exudación de látex durante la desflora, lo que aumenta el riesgo de infección (Guzmán & Wang, 1998).

Aunque la capacidad de *D. chrysanthemi* para sobrevivir en el suelo se ha cuestionado debido a la competencia microbiana (Guzmán & Wang, 1998), el cultivo de banano genera nichos favorables para el patógeno causante de la PSF, entre ellos residuos de cosecha en descomposición, humus y otros restos orgánicos (Ramírez et al., 2014). Durante eventos de lluvias intensas, el salpique de suelo actúa como una vía efectiva de transmisión del patógeno hacia los órganos vegetales expuestos. Las gotas de agua impactan el suelo contaminado y proyectan bacterias hacia tejidos florales y otras partes vulnerables de la planta, alcanzando alturas de hasta un metro y medio (Ramírez et al., 2014).

El salpique de suelo contaminado desempeña un papel crucial en los primeros eventos de infección, particularmente durante las etapas críticas del desarrollo floral, cuando los órganos reproductivos presentan heridas y están expuestos y susceptibles. La manipulación del racimo, como la desflora y el embolse, puede ocasionar lesiones pequeñas que facilitan la colonización bacteriana. La combinación de estas heridas con la presencia de *D. chrysanthemi* en el suelo incrementa significativamente el riesgo de infección y la posterior manifestación de la enfermedad (Guzmán et al., 2017; Guzmán & Wang, 1998).

## Conclusiones

La diseminación de la pudrición suave del fruto en plantaciones renovadas de banano estuvo determinada por la interacción de variables climáticas, vectores insectiles, prácticas culturales y el salpique de suelo. La precipitación acumulada y la elevada humedad relativa favorecieron el establecimiento del patógeno durante etapas críticas como la emisión de la inflorescencia y el embolse. Por su parte, la desflora incrementó la susceptibilidad del cultivo al generar heridas que facilitaron la infección.

Se confirmó la participación de *Drosophila* spp. en la dispersión de *Dickeya chrysanthemi*, así como el papel del salpique de suelo como fuente potencial de inóculo. La interacción de estos factores explicó la variabilidad espacial y temporal de la enfermedad en las fincas evaluadas. Aunque presentó subestimaciones en algunos períodos críticos, el modelo 2 permitió estimar las tendencias generales de la enfermedad y evidenció la utilidad de las variables climáticas para comprender su epidemiología.

## Agradecimientos

Los autores agradecen a la empresa Standard Fruit Company de Costa Rica por el financiamiento para realizar este trabajo y por el apoyo técnico de su Departamento de Investigación y Desarrollo. Asimismo, agradecen a la Universidad de Costa Rica por el tiempo brindado para la redacción de este artículo.

## Conflicto de intereses

Los autores declaran que no existen conflictos de intereses.

## Referencias

- Acón-Ho, J., Alpízar-Oses, L., & WingChing-Jones, R. (2013). Percolation and leaching of nutrients in banana soils to the East of the Reventazón river, Limón, Costa Rica. *Agronomía Mesoamericana*, 24(2), 329-336. <https://doi.org/10.15517/am.v24i2.12532>
- Agrios, G. N. (2005). Plant pathology (5.<sup>a</sup> ed.). Elsevier Academic Press.
- Aguilar-Ancota, R., Ruiz, W. R., Morales-Pizarro, A., Rafael-Rutte, R., Tirado-Lara, J., Saucedo-Bazalar, M., Tuesta-Albán, C., & Apaza-Apaza, S. (2021). Pudrición blanda en el pseudotallo de banano orgánico (*Musa* sp.): sintomatología, caracterización cultural y bioquímica, patogenicidad y alternativas de manejo. *Scientia Agropecuaria*, 12(4), 571-578. <https://doi.org/10.17268/sci.agropecu.2021.061>
- Blomme, G., Dita, M., Jacobsen, K. S., Pérez Vicente, L., Molina, A., Ocimati, W., Poussier, S., & Prior, P. (2017). Bacterial diseases of bananas and enset: Current state of knowledge and integrated approaches toward sustainable management. *Frontiers in Plant Science*, 8, Artículo 1290. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01290>
- Burr, T. J., & Schroth, M. N. (1977). Occurrence of soft-rot *Erwinia* spp. in soil and plant material. *Phytopathology*, 67(11), 1382-1387. <https://doi.org/10.1094/Phyto-67-1382>
- Corby-Harris, V., Pontaroli, A. C., Shimkets, L. J., Bennetzen, J. L., Habel, K. E., & Promislow, D. E. L. (2007). Geographical distribution and diversity of bacteria associated with natural populations of *Drosophila melanogaster*. *Applied and Environmental Microbiology*, 73(11), 3470-3479. <https://doi.org/10.1128/AEM.02120-06>
- Grenier, A. M., Duport, G., Pages, S., Condemine, G., & Rahbé, Y. (2006). The phytopathogen *Dickeya dadantii* (*Erwinia chrysanthemi* 3937) is a pathogen of the pea aphid. *Applied and Environmental Microbiology*, 72(3), 1956-1965. <https://doi.org/10.1128/AEM.72.3.1956-1965.2006>
- Guzmán, M., Villalta, R., & Martínez, I. D. (2017). Relación entre la desflora en el campo del racimo de banano (*Musa* AAA, cv. Grande Naine) y la pudrición bacteriana suave del dedo. *CORBANA*, 37-43(63), 47-61.
- Guzmán, M., & Wang, A. (1998). Descripción de los síntomas, identificación del agente causal y determinación de la fuente de inóculo de la pudrición suave del dedo en banano (*Musa* AAA). *CORBANA*, 23(50), 109-124.
- Jiang, X., Zghidi-Abouzid, O., Oger-Desfeux, C., Hommais, F., Greliche, N., Muskhelishvili, G., Nasser, W., & Reverchon, S. (2016). Global transcriptional response of *Dickeya dadantii* to environmental stimuli relevant to the plant infection. *Environmental Microbiology*, 18(11), 3651-3672. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.13267>
- Jiménez Elvira, N., Ushio, M., & Sakai, S. (2022). Are microbes growing on flowers evil? Effects of old flower microbes on fruit set in a wild ginger with one-day flowers, *Alpinia japonica* (Zingiberaceae). *Metabarcoding and Metagenomics*, 6, Artículo e84331. <https://doi.org/10.3897/mbmg.6.84331>
- Jones, D., & Daniells, J. W. (2018). Introduction to banana, abaca and enset. En D. Jones (Ed.), *Handbook of diseases of banana, abaca and enset* (pp. 1-40). CABI. <https://doi.org/10.1079/9781780647197.0000>
- Kaya, H. K., & Vega, F. E. (2012). Scope and basic principles of insect pathology. En F. E. Vega & H. K. Kaya (Eds.), *Insect pathology* (2.<sup>a</sup> ed., pp. 1-12). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-384984-7.00001-4>

- Kumar, A., Singh Hunjan, M., Kaur, H., Rawal, R., Kumar, A., & Singh, P. P. (2017). A review on bacterial stalk rot disease of maize caused by *Dickeya zeae*. *Journal of Applied and Natural Science*, 9(2), 1214-1225. <https://doi.org/10.31018/jans.v9i2.1348>
- Lamichhane, J. R., & Bartoli, C. (2015). Plant pathogenic bacteria in open irrigation systems: What risk for crop health? *Plant Pathology*, 64(4), 757-766. <https://doi.org/10.1111/ppa.12371>
- Lindow, S. E., & Brandl, M. T. (2003). Microbiology of the phyllosphere. *Applied and Environmental Microbiology*, 69(4), 1875-1883. <https://doi.org/10.1128/AEM.69.4.1875-1883.2003>
- Molina, J. J., Harrison, M. D., & Brewer, J. W. (1974). Transmission of *Erwinia carotovora* var. *atroseptica* by *Drosophila melanogaster* Meig. I. Acquisition and transmission of the bacterium. *American Potato Journal*, 51(8), 245-250. <https://doi.org/10.1007/BF02851435>
- Nadarasah, G., & Stavrinides, J. (2011). Insects as alternative hosts for phytopathogenic bacteria. *FEMS Microbiology Reviews*, 35(3), 555-575. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6976.2011.00264.x>
- Nasser, W., Dorel, C., Wawrzyniak, J., Van Gijsegem, F., Groleau, M. C., Déziel, E., & Reverchon, S. (2012). Vfm a new quorum sensing system controls the virulence of *Dickeya dadantii*. *Environmental Microbiology*, 15(3), 865-880. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.12049>
- Orlovskis, Z., Canale, M. C., Thole, V., Pecher, P., Lopes, J. R. S., & Hogenhout, S. A. (2015). Insect-borne plant pathogenic bacteria: Getting a ride goes beyond physical contact. *Current Opinion in Insect Science*, 9, 16-23. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2015.04.007>
- Prasad, M., & Sinha, S. K. (1980). Interaction between age of maize plants, environmental factors, and inoculum strength of *Erwinia carotovora* var. *chrysanthemi* on the extent of stalk rot incidence. *Zentralblatt für Bakteriologie, Parasitenkunde, Infektionskrankheiten und Hygiene. Zweite Naturwissenschaftliche Abteilung: Mikrobiologie der Landwirtschaft, der Technologie und des Umweltschutzes*, 135(1), 55-59. [https://doi.org/10.1016/S0323-6056\(80\)80045-0](https://doi.org/10.1016/S0323-6056(80)80045-0)
- Ramírez, J. G., Jaraba, A. B., & Buriticá, P. E. (2014). Manejo de la pudrición acuosa del pseudo-tallo (*Dickeya* sp.) en banano (*Musa* sp.) bajo condiciones de invernadero. *Agronomía Costarricense*, 38(2), 83-92. <https://doi.org/10.15517/rac.v38i2.17277>
- Reverchon, S., Muskhelishvili, G., & Nasser, W. (2016). Virulence program of a bacterial plant pathogen: The *Dickeya* model. *Progress in Molecular Biology and Translational Science*, 142, 51-92. <https://doi.org/10.1016/bs.pmbts.2016.05.005>
- Toth, I. K., Barny, M.-A., Brurberg, M. B., Condemine, G., Czajkowski, R. L., Elphinstone, J. G., Helias, V., Johnson, S. B., Moleleki, L. N., Pirhonen, M., Rossmann, S., Tsrör, L., van der Waals, J. E., van der Wolf, J. M., Van Gijsegem, F., & Yedidia, I. (2021). Pectobacterium and Dickeya: Environment to disease development. En F. Van Gijsegem, I. K. Toth, & M.-A. Barny (Eds.), *Plant diseases caused by Dickeya and Pectobacterium species* (pp. 39-84). Springer. [https://doi.org/10.1007/978-3-030-61459-1\\_3](https://doi.org/10.1007/978-3-030-61459-1_3)
- Vargas Fernández, J., Wang Wong, A., & Muñoz Fonseca, M. (2022). Microorganismos asociados a la enfermedad conocida como pudrición suave del fruto de banano (*Musa* sp.) y alternativas de control microbiológicas y químicas a nivel *in vitro*. *Agronomía Costarricense*, 46(2), 61-76. <https://doi.org/10.15517/rac.v46i2.52046>

- Villalobos, R., Villalta, R., Cubillo, D., & Guzmán, M. (2017). Efecto de las características de la funda de polietileno para el racimo de banano (*Musa* AAA, cv. Grande Naine) en la producción y la protección contra plagas del fruto. *CORBANA*, 37-43(63), 107-123.
- Villalta, R., Guzmán, M., & Sánchez, M. (2019). *Pudrición suave del dedo de banano* (Eje fitoprotección, Hoja divulgativa 20). Corporación Bananera Nacional.