



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

Epidemiological factors linked to fruit soft rot in banana renovated plantations

José Pablo Vargas-Fernández¹, Amy Wang-Wong², Miguel Muñoz-Fonseca³, Edgar Valverde-Araya⁴

* 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.

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

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

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

⁴ Corporación Bananera Nacional, La Rita, Pococí, Costa Rica. 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 limita el diseño de estrategias de manejo efectivas. **Objetivo.** Evaluar la contribución de variables climáticas, vectores insectiles, prácticas culturales y el salpique de suelo en la diseminación de la PSF en plantaciones renovadas de banano. **Materiales y métodos.** Se analizó la frecuencia de la PSF, variables climáticas y embolse por hectárea entre 2013 y 2016 en tres plantaciones renovadas de la Región Huetar Caribe de Costa Rica (Río Frío, Valle de la Estrella y Guápiles), considerando tres momentos del desarrollo del fruto. 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 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 PSF en función de la precipitación acumulada y horas de precipitación. La desflora, la actividad de moscas y el salpique de suelo, en presencia de *D. chrysanthemi*, incrementaron la frecuencia de la enfermedad en racimos sanos. **Conclusiones.** La enfermedad es favorecida por las condiciones climáticas durante la emisión de la inflorescencia y el embolse; la desflora genera heridas de ingreso para *D. chrysanthemi*; *Drosophila* spp. dispersa a *D. chrysanthemi*; y el salpique 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 between 2013 and 2016 in three renewed plantations of the Huetar Caribe Region of Costa Rica (Río Frío, Valle de la Estrella, and Guápiles), considering three stages of fruit development. 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 FSR as a function of accumulated precipitation and precipitation hours. De-flowering, fly activity, and soil splash, in the presence of *D. chrysanthemi*, increased disease frequency in healthy bunches. **Conclusions.** The disease is favored by climatic conditions during inflorescence emergence and bagging; de-flowering generates entry wounds for *D. chrysanthemi*; *Drosophila* spp. disperse *D. chrysanthemi*; 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 precosecha que afecta la calidad del fruto y genera pérdidas económicas importantes (Vargas et al., 2022). Se ha asociado a *Dickeya dadantii* (Guzmán et al., 2017) y *Dickeya chrysanthemi*, y se sospecha la participación de *Pectobacterium carotovorum* (Vargas 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 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*, que han revelado una diversidad ambiental aún poco explorada y pueden existir como endófitos o epífitos asintomáticos en plantas, y convertirse 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, mientras que 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 a los suelos en un reservorio potencial y una fuente constante de inóculo (Ramírez et al., 2014).

Condiciones específicas en los proyectos de renovación podrían incrementar el riesgo de infección por PSF. En estos proyectos, la floración es uniforme y concentrada en pocas semanas, lo cual expone simultáneamente grandes cantidades de fruta a factores bióticos y abióticos. El uso de cultivares Cavendish de porte bajo o semi enano, como Gran Enano o Williams, deja las flores apicales vulnerables al contacto con partículas de suelo salpicadas por la

lluvia. La alta densidad del dosel en estas plantaciones 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. 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 permite 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 el propósito de eliminar restos florales para prevenir daños físicos, enfermedades fúngicas y ataques de insectos (Guzmán et al., 2017). Los insectos también 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; Rojas Salas, 1999). Bacterias de este género 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 es fundamental para reducir el riesgo de diseminación, mitigar el impacto de la enfermedad y fortalecer la productividad del cultivo. Por lo tanto, evaluar la contribución de variables climáticas, vectores insectiles, prácticas culturales y el 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, así como datos históricos de variables climáticas obtenidos de estaciones meteorológicas y registros de embolse por hectárea correspondientes 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 PSF 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 en 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, la semana anterior y la 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 (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 cuáles variables presentaron mayor capacidad explicativa, basándose 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 PSF en función de variables climáticas utilizó una base de datos principal, que se dividió 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 con las variables climáticas que presentaron mayor \cos^2 , producto del análisis multivariado mediante análisis de componentes principales realizado. Posteriormente, los modelos fueron discriminados para seleccionar el más apropiado para la fase de validación, basado en diversos criterios estadísticos, entre los que se incluyen 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 (ECMP), el criterio de información de Akaike (AIC) y el criterio de información bayesiano (BIC). Finalmente, el modelo seleccionado fue validado con los datos del año 2015 en las tres localidades en estudio: Río Frío, Valle de la Estrella y Guápiles.

Potenciales factores de diseminación de la PSF

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

Potencial de labores culturales en la diseminación de la PSF

Se evaluó la práctica de desflora (remoción de restos florales) en la dispersión de *Dickeya chrysanthemi* (Cuadro 1). Los tratamientos se realizaron durante el embolse, para 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 previamente (Vargas et al., 2022). La unidad experimental fue la inflorescencia de una planta. Cada tratamiento fue aplicado en diez inflorescencias, distribuidas aleatoriamente en tres parcelas de 1100 m². La incidencia de PSF se evaluó durante la cosecha, en frutas de 12 semanas de edad, al contar los 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 cual garantizó la ausencia de contaminantes externos. Para asegurar la portación de la bacteria por parte de las moscas, estas 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 m².

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

Table 1. Description of the treatments applied to evaluate the potential of deflowering in the dispersal of *D. chrysanthemi* in Río Frío farm, Sarapiquí, Costa Rica, during 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 (1.5×10^8 CFU/mL).

Cuando la inflorescencia se hizo visible, se aplicó un sistema de doble embolse utilizando una bolsa de polietileno azul de alta densidad (HDPE, por sus siglas en inglés) y una bolsa blanca de tela no tejida de polipropileno (Agriban) (Cuadro 2), para aislar la inflorescencia y prevenir el ingreso de otros insectos. Una semana después del embolse, se realizó la desflora manual manteniendo condiciones asépticas y las moscas fueron liberadas dentro del sistema de doble embolse, donde permanecieron alrededor del racimo por un lapso de 48 h. Posteriormente, las moscas fueron retiradas. La incidencia de la PSF se evaluó al momento de cosechar frutas de aproximadamente 12 semanas de edad, al contar el 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 *D. chrysanthemi* en la finca Río Frío, Sarapiquí, Costa Rica, durante 2017.

Table 2. Description of the treatments applied in the evaluation of the vector potential of *Drosophila* spp. in the dispersal of *D. chrysanthemi* in Río Frío farm, Sarapiquí, Costa Rica, during 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 bag made of polypropylene (Agriban) to prevent the escape of *D. chrysanthemi*. *** *D. chrysanthemi* inoculum equivalent to McFarland standard #0.5 (1.5×10^8 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 de un área con baja incidencia de PSF que 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*). De cada fracción de suelo se preparó una suspensión de 0,5 L con agua desionizada.

Ambas suspensiones fueron asperjadas 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 fue la inflorescencia de una planta de banano. Cada tratamiento fue aplicado en diez plantas, distribuidas aleatoriamente en tres parcelas de 1100 m². La incidencia de la PSF se evaluó durante la cosecha, en frutas de 12 semanas de edad, contando los frutos con síntomas por racimo.

Cuadro 3. Descripción de los tratamientos aplicados para evaluar la dispersión de *D. chrysanthemi* mediante salpique de suelo en la finca Río Frío, Sarapiquí, Costa Rica, durante 2017.

Table 3. Description of the treatments applied to evaluate the dispersal of *D. chrysanthemi* by soil splashing in Río Frío farm, Sarapiquí, Costa Rica, during 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 deflowering. ** *D. chrysanthemi* inoculum equivalent to McFarland standard #0.5 ($1,5 \times 10^8$ CFU/mL).

Análisis estadístico

Se determinaron los estadísticos descriptivos como la media, la desviación estándar y la varianza para la incidencia de la PSF. Posteriormente, se realizó una comprobación de los supuestos de normalidad y homocedasticidad. Cuando estos supuestos se cumplieron, se procedió con un análisis de varianza de una vía, con R Studio versión 2023.12.0.369 y 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 identificó 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, condición que coincidió con un aumento en la PSF. Este comportamiento se observó con mayor claridad en el Valle de La Estrella, donde en 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).

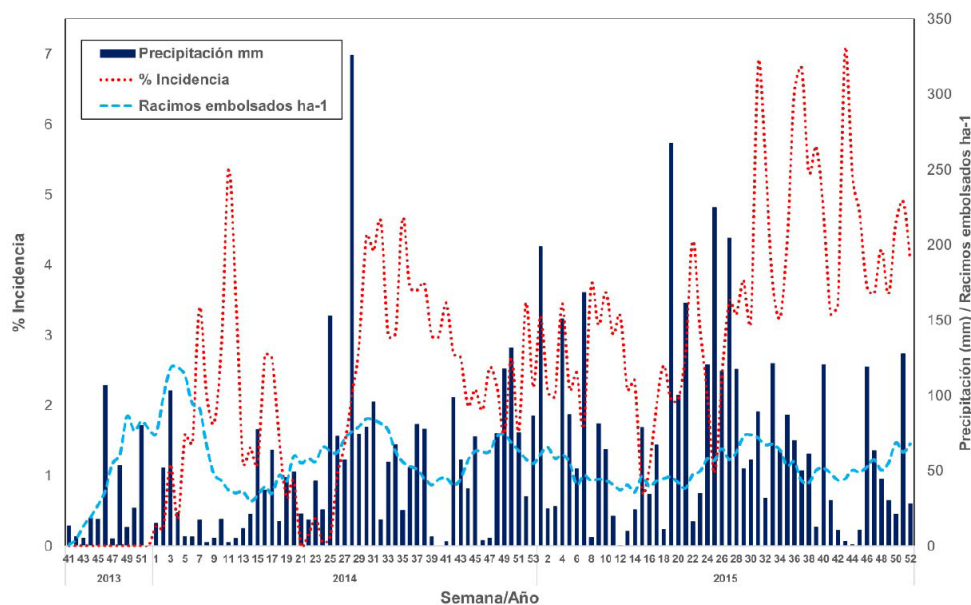


Figura 1. Comportamiento de la incidencia de la pudrición suave del fruto, la precipitación acumulada y el número de racimos embolsados por hectárea en Valle de La Estrella, Finca Atalanta, Costa Rica, 2013-2015.

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

El embolse se incluyó en el análisis de la PSF con el fin de evaluar su relación con las variables climáticas. En las localidades de 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 un 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 6 semanas en la segunda mitad del período evaluado. Estos intervalos son consistentes con el tiempo de desarrollo del fruto hasta la cosecha y sugieren la existencia de una ventana crítica de vulnerabilidad asociada al proceso de embolse, durante la cual las condiciones ambientales podrían favorecer la expresión de la enfermedad.

Del análisis multivariado mediante análisis de componentes principales se evidenció que los vectores correspondientes a las variables precipitación acumulada (Prec. Acum), horas de precipitación (h Precipit) y humedad relativa (Hum Rel) presentaron valores altos de \cos^2 , esto 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 (Embolse) 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.

Las variables correspondientes a las categorías 1 y 2 (Prec. Acum 1 y 2, h Precipit 1 y 2, Hum Rel 1 y 2) presentaron valores altos de \cos^2 y fueron las más significativas para explicar la incidencia de PSF. Estas categorías corresponden a los registros de condiciones climáticas durante la emisión de inflorescencia y el embolse, y el

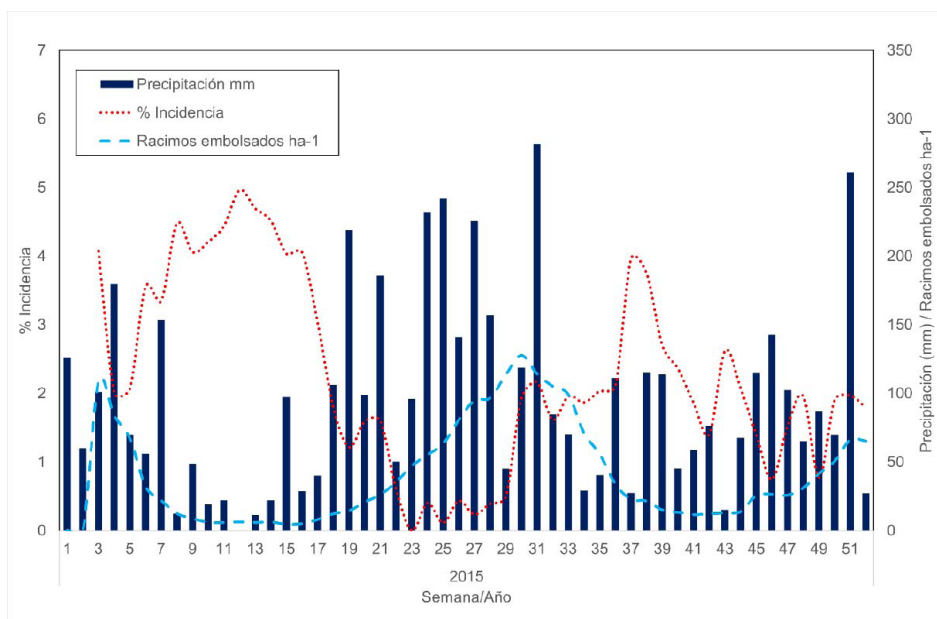


Figura 2. Comportamiento de la incidencia de la pudrición suave del fruto, la precipitación acumulada y el número de racimos embolsados por hectárea en Río Frío, Costa Rica, 2015.

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

periodo de desarrollo de la fruta (11 a 12 semanas hasta cosecha). Por el contrario, las variables de la categoría 3, que representan las condiciones climáticas al momento de la cosecha, mostraron valores más bajos de \cos^2 .

Las variables con mayor \cos^2 de la categoría 1 (Prec. Acum 1, h Precipit 1 y Hum Rel 1, periodo de emisión de inflorescencia y embolsado) se utilizaron para desarrollar siete modelos (Cuadro 4). El modelo 2 destacó como el más eficiente para predecir la incidencia de PSF por 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. El p-valor del modelo 2 fue significativo ($< 0,0001$), lo cual confirma su validez estadística. Por su parte, la prueba de Wilcoxon ($p = 0,5698$) indicó que la mediana de las predicciones no difiere significativamente de la mediana de los valores reales.

Con base en los indicadores de los modelos evaluados, el modelo 2 fue seleccionado para predecir la PSF en Río Frío, Guápiles y Valle de la Estrella para el año 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).

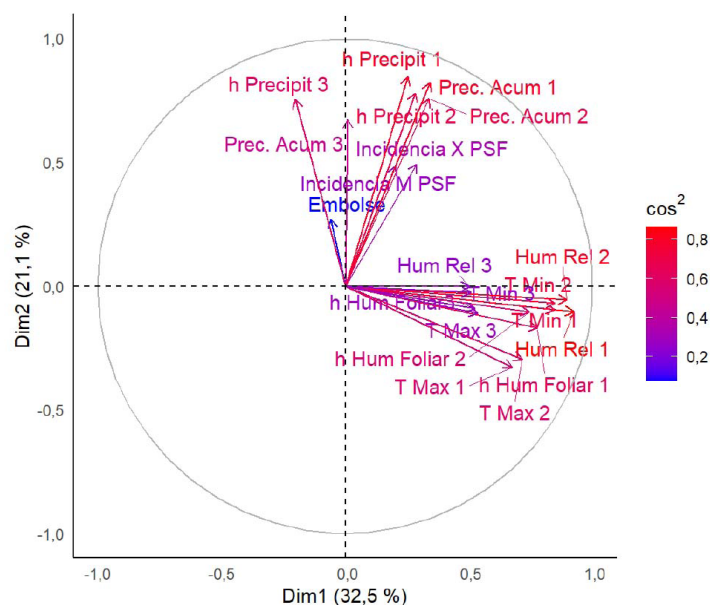


Figura 3. Análisis de componentes principales (PCA) de la incidencia de pudrición suave del fruto (PSF) y su relación con variables climáticas y embolse por hectárea, recolectados de entre 2013 y 2016 en Río Frío, Valle de la Estrella y Guápiles, Costa Rica.

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 embolse, incluyendo la semana anterior y posterior; 2) Variables acumuladas desde la semana de embolse 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 (PCA) of the incidence of soft fruit rot (PSF) and its relationship with climatic variables and bagging per hectare, collected between 2013 and 2016 in Río Frío, Valle de la Estrella and Guápiles, Costa Rica.

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.

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 observadas en las semanas 2, 38 y 48, así como en la semana 29 (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).

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

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

Modelo	Ecuación	Porcentaje de sesgo	p-Wilcoxon	p-valor modelo	R ²	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. **R²:** 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-model value:** Level of significance of the model. **R²:** Coefficient of determination. **ECMP:** Mean squared prediction error. **AIC:** Akaike information criterion. **BIC:** Bayesian information criterion.

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. La PSF en función de la ejecución de la desflora, manual o con tijeras, con y sin presencia de inóculo se muestra en la Figura 5. Los resultados revelaron que no realizar la desflora y la ausencia del patógeno se asocian con una baja o nula frecuencia. Sin embargo, cuando la desflora se efectuó en presencia de inóculo, la enfermedad aumentó significativamente, superando un 1,2 %.

La incidencia de PSF en frutos de 12 semanas de edad expuestos a *Drosophila* spp. que tuvieron contacto previo con *D. chrysanthemi* se presenta en la Figura 5b. Los resultados mostraron que la visita de insectos previamente expuestos al patógeno incrementó significativamente la incidencia de la PSF. 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.

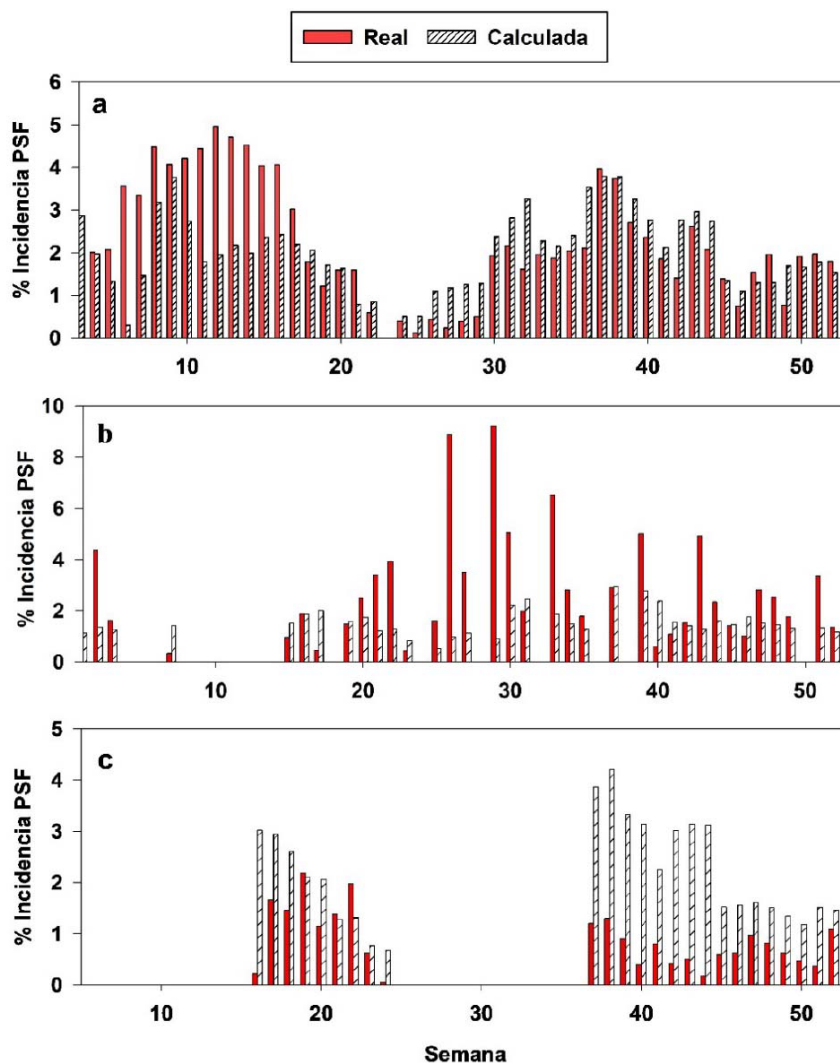


Figura 4. Comparación entre la incidencia real registrada en las tres localidades y la incidencia calculada por el modelo (incidencia de la pudrición suave del fruto [PSF] = $0,26 + 0,0048$ [precipitación acumulada 1] + $0,0048$ [horas de precipitación 1]) en las localidades de Río Frío (a), Valle de la Estrella (b) y Guápiles (c) durante 2015. 1 = variable acumulada durante la semana de embolse, 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]) in the localities of Río Frío (a), Valle de la Estrella (b) and Guápiles (c) during 2015. 1 = variable accumulated during the week of the bagging, the week before and the week after.

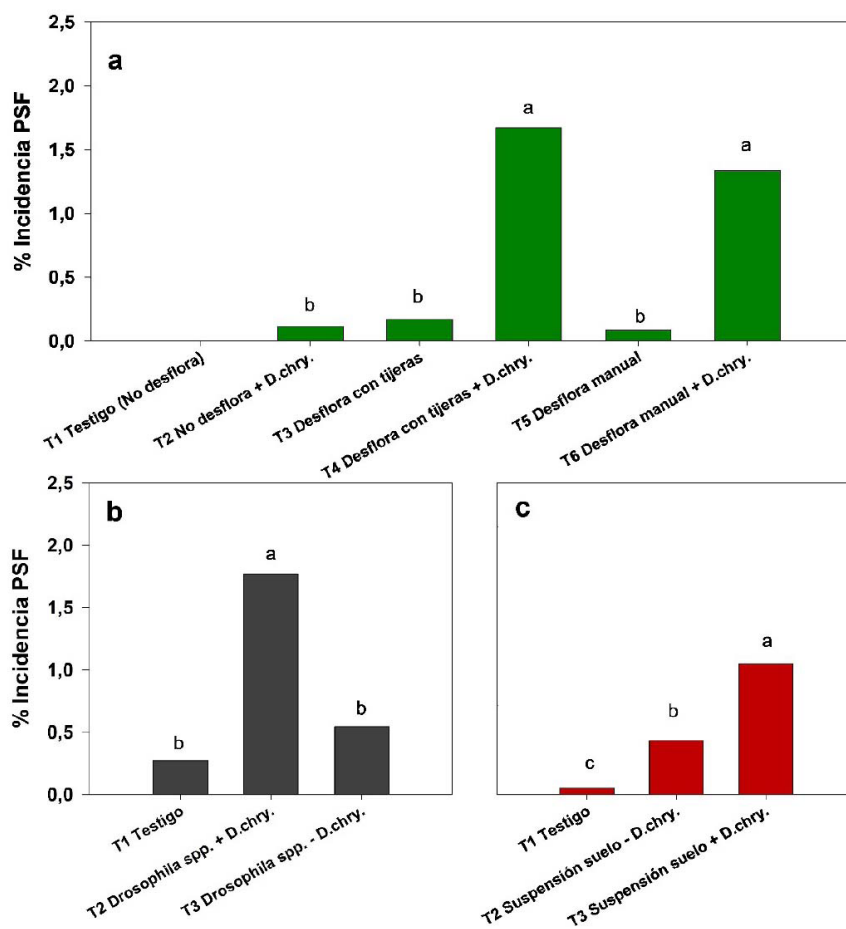


Figura 5. Incidencia de la pudrición suave del fruto (PSF) en racimos de 12 semanas de edad debido a la presencia de inóculo de *D. chrysanthemi* (D.chry.) (equivalente al estándar McFarland #0,5 [$1,5 \times 10^8$ UFC/mL]) durante la realización de la desflora (a), en moscas *Drosophila* spp. (b), y en una suspensión de suelo (c) en la finca Río Frío, Sarapiquí, Costa Rica, durante 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 *D. chrysanthemi* (D.chry.) inoculum (equivalent to McFarland standard #0.5 [1.5×10^8 CFU/mL]) during deflowering (a), in *Drosophila* spp. flies (b), and in a soil suspension (c) in Río Frío farm, Sarapiquí, Costa Rica, during 2017. $n = 10$. Averages followed by a different letter are statistically different according to an LSD Fisher test ($p \leq 0.05$).

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, susceptibilidad del hospedero y disponibilidad efectiva de inóculo. En Costa Rica, esta enfermedad se ha asociado a bacterias del género *Dickeya* (anteriormente *Erwinia*) (Vargas 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 se desarrolle una infección, se deben tomar en cuenta las fuentes de inóculo para que estas bacterias alcancen un tamaño de población suficiente

para inducir el *quorum sensing* y activar la expresión de factores de virulencia, que aceleran o retardan el progreso de los síntomas (Jiang et al., 2016; Nasser et al., 2013; 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. Así, 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. Si bien esta interacción ha sido poco estudiada en banano, se ha descrito en maíz con *Erwinia carotovora* var. *chrysanthemi*, donde la probabilidad de infección aumenta durante ventanas críticas en las que coinciden condiciones ambientales favorables para el patógeno (Prasad & Sinha, 1980). Además, la tendencia del uso de cultivares de porte bajo o semienanos en estas plantaciones, como Gran Enano o Williams, aproxima los racimos al suelo y podría facilitar el contacto con partículas contaminadas durante eventos de precipitación intensa, reforzando la hipótesis de que la arquitectura del cultivo influye en la dinámica epidemiológica observada.

La densidad del dosel en estas plantaciones constituye un factor determinante en la modificación del microclima interno del cultivo, al incrementar la humedad relativa y reducir 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 en plantaciones donde predominan plantas de mayor altura podría registrarse una menor incidencia de la PSF. En tales sistemas, la dinámica epidemiológica estaría más estrechamente asociada a la transmisión mecánica a través de herramientas contaminadas y a la participación de vectores insectiles.

Las condiciones climáticas juegan 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 %, esto crea un entorno altamente favorable para el desarrollo y la proliferación del patógeno (Acón-Ho et al., 2013). El uso creciente de sistemas de riego tecnificados en la industria bananera podría incrementar inadvertidamente la propagación del patógeno al mantener niveles elevados de humedad en el suelo (Aguilar-Ancocota et al., 2021).

Estudios preliminares han evidenciado que la incidencia de la PSF en proyectos de renovación se incrementa significativamente cuando la precipitación acumulada en una semana supera los 100 mm, especialmente si coincide con periodos de alta emisión de inflorescencias o “picos de floración”. Estas condiciones crean un microclima más húmedo que favorece la supervivencia del patógeno y su dispersión por salpicadura. Los picos de infección en banano son comúnmente observados 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 se ha observado un patrón similar, donde las pudriciones aumentan significativamente cuando las precipitaciones exceden los 87 mm (Kumar et al., 2017).

El análisis detallado de las variables climáticas del presente estudio reveló una correlación positiva entre la precipitación y la humedad relativa con la incidencia de la PSF. Las etapas críticas del embolse y la desflora presentan los valores más altos del coeficiente de determinación (R^2), lo cual indica que estos momentos son particularmente vulnerables a las infecciones, 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. Únicamente 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, tales como variaciones microclimáticas, diferencias en las prácticas de manejo agrícola y particularidades en la dinámica del patógeno.

Debido a las variaciones microclimáticas mencionadas entre las localidades estudiadas en el presente estudio, así como las diferencias en el manejo agrícola y la estructura del cultivo, es fundamental desarrollar y validar modelos específicos para cada zona de producción. La creación de modelos ajustados a cada localidad no solo mejora la precisión de las predicciones, 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, especialmente durante la desflora, representa un momento crucial que puede influir significativamente en la incidencia de la PSF (Villalobos et al., 2018; Villalta et al., 2019). Durante esta práctica agrícola, se alteran las barreras naturales del tejido floral, facilitando la colonización por patógenos epifíticos presentes en el ambiente (Vega & Kaya, 2012). La remoción de residuos florales genera heridas que actúan como puertas de entrada para el inóculo bacteriano, lo que 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, 2019) reduce la incidencia de enfermedades causadas por bacterias. Las heridas abiertas en los tejidos vegetales se convierten en puntos vulnerables, lo que permite la entrada de microorganismos patógenos que, de otro modo, tendrían dificultades para colonizar el tejido sano.

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*. Este resultado sugiere que parte del inóculo existe de manera natural o epifítica en la plantación y que 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 vectores de patógenos (Grenier et al., 2006; Rojas Salas, 1999). 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 se ha cuestionado la capacidad de *D. chrysanthemi* para sobrevivir en el suelo debido a la competencia microbiana (Guzmán & Wang, 1998), el cultivo de banano crea 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 papel del 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 han sufrido

heridas, están expuestos y susceptibles a la infección. 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. La desflora incrementó la susceptibilidad del cultivo a 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. Aún con 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 (DOLE) por el financiamiento para realizar este trabajo y al apoyo técnico de su Departamento de Investigación y Desarrollo. Asimismo, agradecen a la Universidad de Costa Rica por el tiempo brindado para escribir este manuscrito.

Conflicto de intereses

Los autores declaran que no hay conflicto 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.^a 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., Dupont, 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. <https://www.musalit.org/seeMore.php?id=20366>
- 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. <https://www.musalit.org/seeMore.php?id=5765>
- 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. (2019). Introduction to banana, abaca and enset. In D. Jones (Ed.), *Handbook of diseases of banana, abaca and enset* (pp. 1-40). CABI. <https://doi.org/10.1079/9781780647197.0000>
- Kumar, A., Sahu, P. K., & Thakur, M. P. (2017). A review on bacterial stalk rot disease of maize caused by *Dickeya zeae*. *Journal of Applied and Natural Science*, 9(2), 2394-2405. <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. (2013). 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*, *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., Jaraba, A., & Buriticá, P. (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>
- Rojas Salas, R. J. (1999). *Efecto de la nutrición con boro y calcio sobre la incidencia y severidad de Erwinia sp., agente causal de la bacteriosis del mango (Mangifera indica L.)* [Tesis de licenciatura no publicada]. Universidad de Costa Rica.
- 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., Tsrer, L., van der Waals, J. E., van der Wolf, J. M., Van Gijsegem, F., & Yedidia, I. (2021). *Pectobacterium* and *Dickeya*: Environment to disease development. In F. Van Gijsegem, I. K. Toth, & M.-A. Barny (Eds.), *Plant diseases caused by Dickeya and Pectobacterium species* (Chap. 3; pp. 39-84). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-030-61459-1_3
- Vargas, J., Wang, A., & Muñoz, 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>
- Vega, F. E., & Kaya, H. K. (2012). *Insect pathology* (2nd ed.). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-384984-7.00001-4>
- Villalobos, R., Villalta, R., Cubillo, D., & Guzmán, M. (2018). 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.