



1 de noviembre de 2015 | Vol. 16 | Núm. 11 | ISSN 1607 - 6079

ARTÍCULO

LUCHA ENTRE MICROBIOS: UNA HERRAMIENTA PARA EL CONTROL DE ENFERMEDADES DE PLANTAS

<http://www.revista.unam.mx/vol.16/num11/art92/>

*Alfredo Reyes Tena, Gabriel Rincón Enríquez, Zahaed Evangelista
Martínez, Evangelina Quiñones Aguilar (CIATEJ, A.C.)
Luis López Pérez (Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo)*

LUCHA ENTRE MICROBIOS: UNA HERRAMIENTA PARA EL CONTROL DE ENFERMEDADES DE PLANTAS

“Una de las alternativas al control químico es el biológico, el cual consiste en la aplicación de enemigos vivos (o de sus metabolitos) para combatir el establecimiento y desarrollo de los agentes fitopatógenos.”

Resumen

Las enfermedades de plantas son una limitante para la producción de alimentos de origen agrícola a nivel mundial. Los métodos para su control se basan principalmente en el empleo de productos químicos que son tóxicos para el ambiente y la salud humana; por otro lado, el excesivo uso de éstos genera resistencia en los agentes causales de las enfermedades, lo cual puede provocar un aumento en la dosificación y en el costo de producción.

Actualmente, se busca otro tipo de alternativas al control químico, una de éstas es el denominado control biológico, el cual consiste en la aplicación de organismos vivos naturales capaces de combatir a los agentes fitopatógenos. Tal es el caso de ciertas bacterias. Dentro de estas últimas se encuentran los actinomicetos, de los cuales algunas especies poseen una actividad antimicrobiana sobre ciertos fitopatógenos. Su modo de acción es mediante la producción de antibióticos, enzimas y otros compuestos bioactivos que inhiben la germinación y el crecimiento de

algunos fitopatógenos en las plantas.

Debido a estas características se realizaron aislamientos de actinomicetos provenientes de la rizósfera de *Agave*, mismas que presentaron actividad antimicrobiana *in vitro*. Se seleccionaron 12 cepas, las cuales mostraron inhibición contra el microorganismo fitopatógeno *Phytophthora capsici*, algunas de ellas a un 100%. Por este motivo, se considera que los actinomicetos podrían ser una herramienta importante en el control biológico para su aplicación contra enfermedades en plantas de interés agrícola. Los resultados encontrados motivan la realización de nuevos estudios, principalmente para la evaluación *in planta*.

Palabras clave: actinomicetos, control biológico, fitopatógenos, antibióticos, antagonismo microbiano.

FIGHT BETWEEN MICROBES: A TOOL FOR PLANT DISEASE BIOCONTROL

Abstract

Plant diseases are a limiting factor for the production of agriculture food around the world. The control methods are mainly based on the use of chemicals that are toxic to the environment and human health; on the other hand, the excessive use of these products creates a resistance in the causative agents of the disease, which can cause an increase in dosage and cost of production.

Currently, other alternatives are sought to chemical control, one of these is called biological control, which involves the application of natural living organisms able to combat plant pathogens, as in the case of certain bacteria. Among the bacteria there are actinomycetes, which some species have antimicrobial activity against certain phytopathogenic. Their mode of action is through the production of antibiotics, enzymes and other bioactive compounds that inhibit the germination and growth of some agents cause of disease in plants.

*Due to these characteristics, actinomycetes from the rhizosphere of Agave were isolated, and they presented antimicrobial activity in vitro. Twelve strains that showed inhibition against phytopathogenic organism *Phytophthora capsici* were selected and some of them showed 100% of inhibition. For this reason, it is considered that the actinomycetes could be an important tool in the biological control for their use against agricultural plants diseases. The results motivate further studies, mainly for evaluation in planta.*

Keywords: *actinomycetes, biological control, phytopathogens, antibiotics, microbial antagonism.*

LUCHA ENTRE MICROBIOS: UNA HERRAMIENTA PARA EL CONTROL DE ENFERMEDADES DE PLANTAS

Introducción

La producción agrícola tiene importancia para el hombre, pues es la actividad económica primaria en la producción de alimentos de origen vegetal. Una de las principales limitantes en los cultivos agrícolas son las enfermedades ocasionadas principalmente por hongos, bacterias, nemátodos, protozoarios, micoplasmas y virus (AGRIOS, 1995). Tal es el caso de la marchitez provocada por *Phytophthora capsici*, que puede reducir hasta un 80% la producción del cultivo de chile (*Capsicum annuum* L.) (LI *et al.*, 2007).

Generalmente en los agroecosistemas se usan productos químicos para el control de los microorganismos fitopatógenos; sin embargo, al ser tóxicos, una aplicación excesiva y prolongada provoca problemas ambientales para los microorganismos benéficos, flora y fauna nativa e incluso para la salud humana (TORRES y CAPOTE 2004). Además, éstos generan resistencia en los agentes causales de las enfermedades (MARTÍNEZ-BOLAÑOS *et al.*, 2012) haciéndolos obsoletos, lo que conduce a un incremento en la dosificación y por consiguiente en el costo de producción.

Una de las alternativas al control químico es el biológico, el cual consiste en la aplicación de enemigos vivos (o de sus metabolitos) para combatir el establecimiento y desarrollo de los agentes fitopatógenos. Su aplicación en el control de plagas y enfermedades es común (GUTIÉRREZ-RAMÍREZ *et al.*, 2013); sin embargo, en la actualidad cada vez se descubren más microorganismos con actividad antimicrobiana a fitopatógenos y esto los hace potencialmente utilizables en este tipo de control. Algunos de éstos son principalmente hongos (MOLINA-MERCADER *et al.*, 2006), como el género *Trichoderma*, el cual es empleado en el control de hongos patógenos de la raíz (CORRÉA *et al.*, 2007). Sus modos de acción son por micoparasitismo, antibiosis, competencia por sustrato y desactivación de enzimas del patógeno (INFANTE *et al.*, 2009).

Otros microorganismos capaces de combatir fitopatógenos son las bacterias, por ejemplo, el caso de la rizobacteria *Bacillus subtilis*, la cual tiene un amplio potencial en el control biológico de hongos fitopatógenos (VILLA *et al.*, 2007). Otras tantas que actualmente se están utilizando en el control biológico de enfermedades de plantas son los actinomicetos o actinobacterias, los cuales, gracias a su gran capacidad para sintetizar antibióticos y enzimas degradadoras de la pared celular de esporas, impiden el desarrollo de fitopatógenos. Éstos son de particular interés científico y tecnológico ya que son cosmopolitas, abundantes en el suelo y además, debido a su gran diversidad, han sido poco estudiados y podría haber muchas especies con alta capacidad de producción de metabolitos secundarios con acción antimicrobiana. Por consiguiente, los actinomicetos son un recurso natural que puede ser aprovechado para su aplicación en el control biológico de enfermedades de plantas de importancia agrícola (MEDINA-CUEVAS y EVANGELISTA-MARTÍNEZ, 2011).

El costo beneficio del control biológico sobre el químico es variable dependiendo del cultivo, del microorganismo fitopatógeno, la época y el lugar de aplicación. Así, por ejemplo, Wagner *et al.* (2014) indican que el costo medio en Brasil para el control del

moho blanco (*Sclerotinia sclerotiorum*) en el cultivo de frijol con productos a base de *Trichoderma* fue de R\$ 9200/ha (real brasileño por hectárea), mientras que con fungicidas químicos fue de R\$ 15000/ha, es decir, hubo un ahorro del 39%, además del beneficio ecológico de este manejo. Cotes (2014), con datos de la Global Biopesticide Market Trends & Forecast (2012-2017), menciona que el mercado de los biofungicidas en 2011 fue de 600 millones de dólares y para el 2017 se espera de 1445 millones. Estas cifras pueden atribuirse a menores costos y tiempos en el desarrollo de productos para el control biológico en comparación con los agroquímicos, además de la creciente demanda de productos orgánicos.

Título: Cultivos.
 Autor: Santi



Un ejemplo de menor costo y mayor beneficio se reporta en el jengibre (*Zingiber officinale*), para el que se aplicaron productos que contenían *Trichoderma viride*, *Bacillus subtilis* y *Streptomyces griseus* para el control de *Fusarium solani*, *Rhizoctonia solani*, *Pseudomonas* sp. y *Erwinia carotovora*. El rendimiento con el control biológico fue de 82 toneladas por hectárea (t/ha) y con el químico sólo fue de 48 t/ha, lo cual representó un mejor beneficio tanto económico (para el productor) como ecológico (MATA y OBREGÓN, 2014).

Otro producto efectivo y de menor costo (en comparación con los químicos) contra diversos fitopatógenos a nivel foliar (*Alternaria solani*) y en suelo (*Phytophthora infestans*) fue Gluticid (con extractos antimicrobianos de *Pseudomonas aeruginosa*). Para el caso de los fitonemátodos (*Meloidogyne* spp.) se han empleado varios bionematicidas: HeberNem (a base del actinomiceto *Tsukamurella paurometabola*) y KlamiC (compuesto por un hongo nematófago) (STEFANOVA *et al.*, 2014). En Cuba, por ejemplo, el uso combinado de estos dos productos logró reducir las poblaciones de *Meloidogyne incognita* y mantuvieron un rendimiento similar al que tiene un control químico (insecticida Agrocelhone NE) en el cultivo del jitomate, pero con un menor costo y mayor beneficio ambiental (HIDALGO-DIAZ *et al.*, 2010).

Un ejemplo similar lo constituye el control biológico de la moniliasis (*Monilophthora roreri*) del cacao mediante aplicaciones de Basubtil (*Bacillus subtilis*) y Cepacide (*Pseudomonas cepacea*) en concentraciones, dosis y frecuencias indicadas por Falconí y Yáñez (citados por FALCONÍ, 2014), lo cual contribuyó a la obtención de granos de cacao

de "primera categoría" y redonda en una mayor rentabilidad sin residuo de productos tóxicos. Sin embargo, Ruano (citado por FALCONÍ, 2014), al comparar la eficiencia del control de *Meloidogyne incognita* en jitomate bajo invernadero, concluye que el control biológico con Biostat (*Paecilomyces lilacinus*) fue del 96%, pero al compararlo con el químico (Furadan) el costo del control biológico no fue rentable. Pese a esto, los productos biológicos no afectan ni a la salud humana ni al ambiente.

En otro estudio, Salazar-Antón *et al.* (2014) reportan un trabajo de Montiel y Reyes en el cual evaluaron el control biológico de nemátodos en jitomate mediante el uso de *Paecilomyces lilacinus*. Los resultados mostraron una disminución éstos a nivel de costos y el empleo de *P. lilacinus* presentó una mayor relación utilidad/costos totales, ya que por cada dólar invertido se obtuvieron 3.94, superando los 3.48 dólares que se alcanzaron en el control químico.

Finalmente, Galindo *et al.* (2013, 2015) indican que con el producto Fungifree AB® (*Bacillus subtilis*), útil para el control de la actracnosis (*Colletotrichum gloeosporioides*) en el cultivo de mango, los resultados mostraron un porcentaje de frutos con calidad de exportación igual al que se obtuvo con un control químico con Cupravit (85%), no obstante, en el control biológico no tuvo restricciones en su exportación y, por lo tanto, el costo beneficio fue rentable. En este mismo sentido, el control biológico de la antracnosis en frutos de aguacate y papaya mostró resultados similares. A esta breve descripción del beneficio económico en la mayoría de los casos donde se emplea el control biológico de microorganismos fitopatógenos hay que agregar los beneficios ambientales como: menos contaminación a suelos y aguas, menor aparición de microorganismos resistentes y producción más sana de alimentos disponibles para los consumidores; todos estos aspectos sugieren un mayor impacto en la sostenibilidad de la agricultura moderna.

Los actinomicetos y sus beneficios en las plantas

Los actinomicetos son bacterias Gram positivas, sensibles a la penicilina, a las que históricamente se les llegó a considerar como hongos debido a que comparten muchas semejanzas con este grupo. Entre ellas se pueden encontrar: la formación de micelio filamentosos ramificados, producción de esporas y muchos de ellos también son capaces de producir micelio aéreo. Sin embargo, el micelio de los actinomicetos es más delgado que el de los hongos y una característica importante que los acerca a las bacterias es la presencia de peptidoglicano en su pared celular.

Estas bacterias cumplen un rol importante en los ecosistemas, pues son los principales degradadores de la materia orgánica al participar activamente en el ciclo biogeoquímico de muchos nutrientes (INÉS-CARDONA *et al.*, 2009).

Otro de los rasgos de este grupo es la producción de fitohormonas, tales como las auxinas, que favorecen el desarrollo de las plantas y por ello también se les considera como bacterias promotoras del crecimiento vegetal (FRANCO-CORREA, 2008). Entre los principales géneros de actinomicetos, de acuerdo con su abundancia, se encuentran: *Streptomyces*, *Microeliobosporia*, *Sporichthya*, *Pseudonocardia*, *Nocardioides*, *Terrabacter* y *Frankia* (BLANCO-BARRIENTOS *et al.*, 2010).

Dentro del grupo de los actinomicetos, el género *Frankia* es capaz de crecer en simbiosis con las raíces de las plantas fijando nitrógeno atmosférico, el cual es aprove-

chado por la planta. A este tipo de asociación también se le conoce con el término de actinorriza y consiste en la infección de las raíces de la planta formando nódulos, similares a los formados por *Rhizobium*. Sin embargo, las actinorrizas son menos específicas al establecer esta relación con una mayor variedad de familias de plantas, principalmente con angiospermas y plantas que pueden sobrevivir en suelos salinos con baja fertilidad. Además, se sabe que los actinomicetos pueden asociarse con hongos micorrízicos formando un complejo que ayuda a la mejora nutricional del hospedero (BAUTISTA-GUERRERO y VALDÉS, 2008).

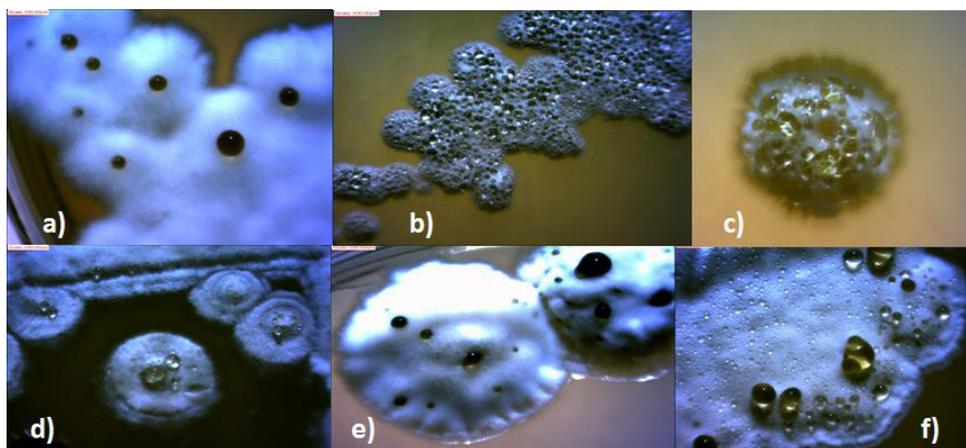
Los actinomicetos, al ser bacterias benéficas y estar presentes en la rizósfera de las plantas, forman parte de los microorganismos antagónicos a fitopatógenos al competir por espacio y nutrientes, es decir, la presencia de ellos impide que halla fitopatógenos y, por lo tanto, podrían funcionar como bioprotectores para las plantas (DÁVILA-MEDINA *et al.*, 2013), aunado a su capacidad para producir antibióticos y enzimas degradadoras de esporas y micelio de hongos, principalmente fitopatógenos.

Actinomicetos como productores de antibióticos

En la naturaleza, los productores más importantes de metabolitos secundarios con actividad biológica son los actinomicetos. El género *Streptomyces* es el principal productor e incluso ha sido objeto de estudios de modificación genética para incrementar la síntesis de antibióticos (RODRÍGUEZ-VALDÉS *et al.*, 2005).

Al crecer estas bacterias en medios de cultivo bajo condiciones *in vitro*, es notoria la secreción de metabolitos sobre las colonias, pues son capaces de cambiar por completo la coloración de la placa de cultivo (Fig. 1). Estos antibióticos pueden ser aislados y purificados por métodos químicos y hoy en día muchos de ellos se producen a nivel industrial.

Figura 1. Diferentes colonias de actinomicetos creciendo bajo condiciones de laboratorio (*in vitro*). Algunas se muestran secretando gotitas líquidas en donde están contenidos metabolitos secundarios con posible actividad biológica.



La mayoría de los antibióticos empleados clínicamente por el hombre han sido aislados a partir de actinomicetos (EVANGELISTA-MARTÍNEZ y MORENO-ENRÍQUEZ, 2007). La estreptomycinina es el más conocido. Éste es producido industrialmente para su aplicación en medicina, es sintetizado por la especie *Streptomyces griseus* y tiene un efecto bactericida de

pequeño espectro; sin embargo, es utilizado frecuentemente en quimioterapia. Otros compuestos antibacterianos muy conocidos que se han aislado de *Streptomyces* son: tetraciclina, eritromicina, rifampicina, neomicina, ácido clavulánico, cloranfenicol y la kanamicina, que es un bactericida de amplio espectro activo sobre bacterias Gram positivas y Gram negativas.

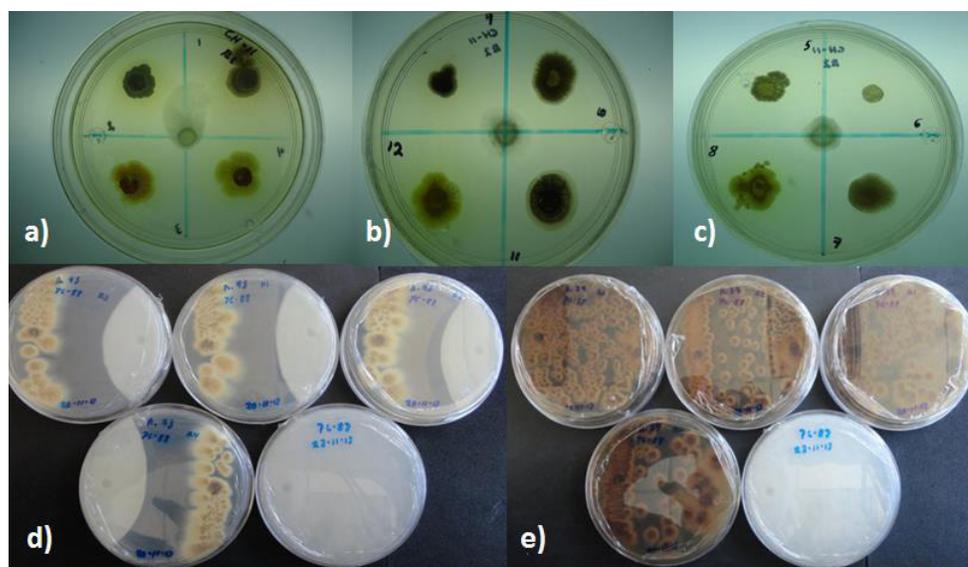
A partir de estos microorganismos también se han obtenido importantes antifúngicos, como el caso de la nistatina, la cual se aísla de *Streptomyces noursei*, la anfotericina B y la natamicina que es obtenida de *S. natalensis* (KOONTZ y MARCY, 2003). Debido a lo anterior, los actinomicetos representan, hasta ahora, el recurso microbiológico más importante en la búsqueda de nuevos compuestos con actividad antimicrobiana, esto gracias a que se ha descubierto una pequeña cantidad de los mismos, si se toma en cuenta la gran diversidad existente.

Actividad antimicrobiana sobre fitopatógenos

No todas las cepas de actinomicetos aisladas de un suelo presentan actividad antimicrobiana. Por ello, para evaluar el efecto antagónico en diferentes cepas después de su aislamiento, es necesario realizar ensayos preliminares *in vitro* en los cuales se confronten, conjuntamente o de manera individual, los diferentes aislamientos contra el agente fitopatógeno de interés.

Por lo general, se utilizan medios de cultivo que favorezcan el crecimiento, tanto del fitopatógeno como del actinomiceto, para no enmascarar el efecto antimicrobiano. El más usado es el agar papa-dextrosa (PDA). Se pueden realizar ensayos preliminares en los que se evalúen diferentes cepas de actinomicetos en una misma placa de cultivo y, una vez determinada la capacidad antimicrobiana, se valore de manera individual cada actinomiceto en una confrontación de tipo dual (Fig. 2), en la cual, por lo general, éstos se coloquen frente al fitopatógeno de tal manera que su crecimiento se vea frenado por la secreción de compuestos antimicrobianos. Regularmente el área de inhibición se reporta en porcentaje.

Figura 2. Pruebas antimicrobianas de actinomicetos contra hongos fitopatógenos bajo condiciones de laboratorio (*in vitro*). Pruebas preliminares se muestran en a), b) y c), el fitopatógeno está en el centro de la caja Petri y los actinomicetos a los costados. Se muestran pruebas de confrontación dual en d) y e), en las cuales el fitopatógeno que está creciendo está de color blanco.



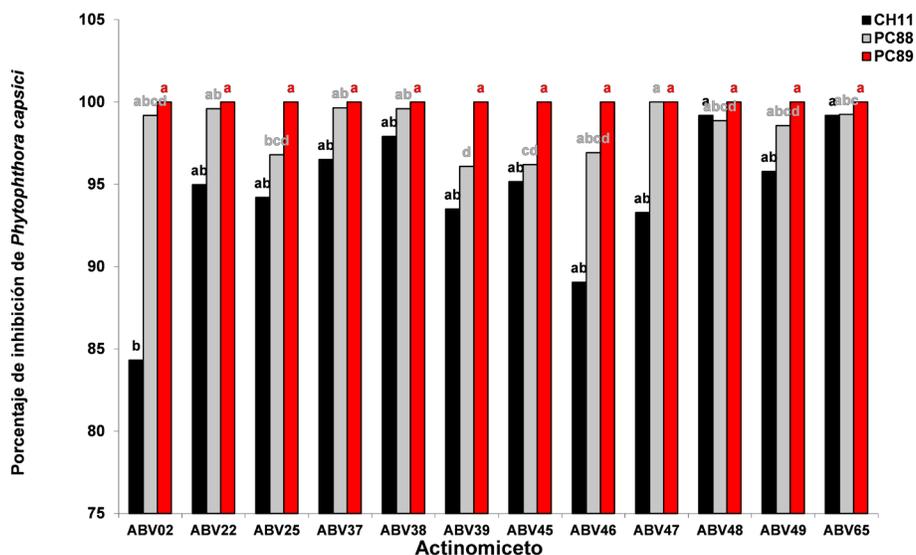
Muchos aislados de actinomicetos presentan actividad antimicrobiana contra algunos hongos y oomycetes fitopatógenos, llegando a tener en algunos casos el 100% de inhibición en crecimiento en condiciones *in vitro* (EZZIYANI *et al.*, 2004). Entre los fitopatógenos que resultaron ser susceptibles a los compuestos bioactivos de los actinomicetos se encuentran: los hongos *Rhizoctonia solani* (CASTILLO, 2004), *Aspergillus niger*, *Fusarium oxysporum*, *Curvularia* sp., *Helminthosporium* sp., *Alternaria* sp., *Colletotrichum* sp., *Botrytis* sp., *Gibberella* sp., *Mucor* sp., *Fusicoccum* sp., *Ustilaginoidea* sp., *Aspergillus* sp., *Penicillium* sp., *Sclerotium* sp., *Sclerotinia* sp.; los oomycetes *Phytophthora capsici* y *Pythium aphanidermatum* (EL-TARABILY, 2006), y las bacterias: *Ralstonia* sp. y *Clavibacter* sp.

Se sabe que algunos actinomicetos, principalmente del género *Streptomyces*, han sido capaces de inhibir diferentes géneros de hongos y oomycetes fitopatógenos (EVANGELISTA-MARTÍNEZ, 2014), lo que refleja la existencia de cepas que pueden tener un amplio espectro de acción.

En este contexto, el grupo de trabajo del área de Biotecnología Vegetal del Centro de Investigación y Asistencia en Tecnología y Diseño del Estado de Jalisco (CIATEJ) en Guadalajara, Jalisco, conformado por la Dra. Evangelina E. Quiñones Aguilar y el Dr. Gabriel Rincón Enríquez, y el Instituto de Investigaciones Agropecuarias y Forestales (IIAF) de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, conformado por el Dr. Luis López Pérez, aislaron 80 actinomicetos a partir de suelos de los estados de Michoacán y Aguascalientes, México. Se evaluó su actividad biológica *in vitro* contra *Pseudomonas syringae* pv. *phaseolicola* y se encontró que algunas cepas fueron capaces de inhibir el crecimiento de esta bacteria fitopatógena en diferentes niveles (RINCÓN-ENRÍQUEZ *et al.*, 2014a).

Las cepas también fueron evaluadas contra el agente causal de la marchitez del chile (*Phytophthora capsici*). En un experimento *in vitro* se evaluaron los aislados: ABV02, ABV22, ABV25, ABV37, ABV38, ABV39, ABV45, ABV46, ABV47, ABV48 y ABV06 sobre las cepas CH11, PC88 y PC89 de *Phytophthora capsici*. Se encontró que los aislados inhibieron en un 100% el crecimiento de PC89 y PC88, y del 84 al 99% el de CH11 (Fig.3).

Figura 3. Porcentaje de inhibición del crecimiento de *Phytophthora capsici* (PC) en condiciones controladas de laboratorio. Rojo: cepa PC-89, negro: cepa CH-11 y gris: cepa PC-88. Letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas según la prueba Tukey ($p \leq 0.05$) en el mismo color de columna. El porcentaje de inhibición fue calculado considerando una área total del crecimiento de *P. capsici* de 12.3 cm² en una placa Petri (una cuarta parte como se observa en la Figura 2a), por lo cual, el 85% de inhibición corresponde a un crecimiento de *P. capsici* de sólo el 15%, es decir, 1.85 cm².



Los 80 aislados reportados en Rincón-Enríquez *et al.* (2014a) también se evaluaron con las bacterias causantes de la pudrición blanda del *Agave tequilana*. Los resultados preliminares mostraron que al menos de dos a cinco aislados inhibieron el crecimiento de las bacterias *Dickeya dadantii* (QUIÑONES-AGUILAR *et al.*, 2014) y *Pectobacterium carotovora* (RINCÓN-ENRÍQUEZ *et al.*, 2014b) en un medio sólido y a un nivel casi del 90-100%. Este resultado muestra la potencial aplicación de estos aislados de actinomicetos para el control de la pudrición blanda del agave en la Denominación de Origen del Tequila.

Perspectivas: actinomicetos en el biocontrol de enfermedades de plantas

Un paso importante en la evaluación antimicrobiana de actinomicetos es su aplicación en condiciones *in planta* a nivel invernadero o de campo, en las que condiciones ambientales y diversos factores bióticos y abióticos no están controlados. Es necesario el desarrollo de formulaciones sólidas o líquidas de actinomicetos que permitan el establecimiento del actinomiceto en la rizósfera de las plantas (SABARATNAM y TRAQUAIR, 2002). Asimismo, se necesita evaluar su comportamiento con el resto de poblaciones de microorganismos nativos, por ejemplo, el caso de los hongos formadores de micorriza arbuscular con los que pudiera tener una acción antagónica contra los fitopatógenos (FRANCO-CORREA *et al.*, 2010). Por lo general, el control de los fitopatógenos mediante microorganismos antagónicos se reduce al momento de evaluarlos en campo debido a la interacción múltiple de factores antes mencionada; sin embargo, resulta prometedor el perfeccionamiento de esta alternativa para el biocontrol de enfermedades de plantas.

Conclusiones

Los actinomicetos, como microorganismos productores de una gran variedad de compuestos bioactivos que suprimen el crecimiento de fitopatógenos, son un recurso natural importante para evaluar su aplicación en el control biológico de enfermedades de plantas. Las evaluaciones *in vitro* de la actividad antimicrobiana de estas bacterias reflejan que algunas cepas o aislados tienen la capacidad de inhibir el crecimiento de fitopatógenos, como el caso de *Phytophthora capsici*. Los resultados en este tipo de bioensayos son prometedores y un punto de partida para la búsqueda de nuevos aislados y metabolitos con actividad antimicrobiana para su evaluación *in planta*.

Agradecimientos

Al Fondo Mixto del Gobierno del Estado de Aguascalientes-CONACyT, por su apoyo al proyecto AGS-2011-C02-181930. Al CONACyT, por la beca de manutención otorgada a Alfredo Reyes Tena. A la Dra. Sylvia Patricia Fernández Pavia, miembro del Instituto de Investigaciones Agropecuarias y Forestales de la UMSNH, por proporcionar las cepas CH11, PC88 y PC89 de *Phytophthora capsici*. 🌱

Bibliografía

- [1] AGRIOS, G.N., *Plant Pathology*, California: Elsevier, 1995.
- [2] BAUTISTA-GUERRERO, H.H., M. Valdés, "Frankia y la simbiosis actinorrízica" *Revista Latinoamericana de Microbiología*, 2008, Vol. 50, Núm. 3-4, pp. 90-102, [en línea]: <<http://new.medigraphic.com/cgi-bin/resumen.cgi?IDREVISTA=23&IDARTICULO=24273&IDPUBLICACION=2478>>, [Consulta: 15 de junio de 2014].
- [3] BLANCO-BARRIENTOS, S., C. García-Montañés y L. Sanz-Somolinos, "Los actinomicetos como fuente de productos de interés biotecnológico", *Blogs de ciencia y tecnología de la fundación Telefónica*, 2010 [en línea]: <www.blogs.creamoselfuturo.com>, [Consulta: 20 de octubre de 2014].
- [4] CASTILLO, E.C., "Efectividad de actinomicetos aislados de la rizósfera de papa sobre *Rhizoctonia solani* Kühn *in vitro*", *Revista Mexicana de Fitopatología*, 2004, Vol. 22, Núm. 2, pp. 203-207, [en línea]: <<http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=61219211>>, [Consulta: Junio de 2014].
- [5] CÔRREA, S., M. Mello, Z.R. Ávila, L.M. Braúna, R.R. Pádua, D. Gomes, "Cepas de *Trichoderma* spp. para el control biológico de *Sclerotium rolfsii* Sacc", *Fitosanidad*, 2007, Vol. 11, Núm. 1, pp. 3-9, [en línea]: <<http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=209116144001>>, [Consulta: Junio de 2014].
- [6] COTES, A.M., "Control biológico de enfermedades de plantas en Colombia" en Bettiol, W. *et al.* (Eds), *Control biológico de enfermedades de plantas en América Latina y el Caribe*, 2014, pp. 169-180, [en línea]: <<http://www.alice.cnptia.embrapa.br/alice/bitstream/doc/1012615/1/2014LV01.pdf>>, [Consulta: 6 de septiembre de 2015].
- [7] DÁVILA-MEDINA, M.D., *et al.*, "Actinomicetos contra hongos fitopatógenos de importancia agrícola", *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*, 2013, Vol. 4, pp. 1187-1196, [en línea]: <<http://revistas.inifap.gob.mx/index.php/Agricolas/article/view/2913>>, [Consulta: 15 de junio de 2014].
- [8] EL-TARABILY, K.A., "Rhizosphere-competent isolates of streptomycete and non-streptomycete actinomycetes capable of producing cell-wall-degrading enzymes to control *Pythium aphanidermatum* damping-off disease of cucumber", *Canadian Journal of Botany*, 2006, Vol. 84, Núm. 2, pp. 211-222, [en línea]: <http://www.nrcresearchpress.com/doi/abs/10.1139/b05-153#VFXFU_mG-So>, [Consulta 15 de junio de 2014].
- [9] EVANGELISTA-MARTÍNEZ, Z., A. Moreno-Enríquez, "Metabolitos secundarios de importancia farmacéutica producidos por actinomicetos", *BioTecnología*, 2007, Vol. 11, Núm. 3, pp. 37-50, [en línea]: <http://www.smbb.com.mx/revista/Revista_2007_3/Metabolitos_actinomicetos.pdf>, [Consulta: 15 de junio de 2014].

- [10] EVANGELISTA-MARTÍNEZ, Z., "Isolation and characterization of soil *Streptomyces* species as potential biological control agents against fungal plant pathogens", *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 2014, Vol. 30, Núm. 5, pp. 1639-1647, [en línea]: <<http://link.springer.com/article/10.1007/s11274-013-1568-x>>, [Consulta: 15 de octubre de 2014].
- [11] EZZIYANI, M. *et al.*, "Biocontrol por *Streptomyces rochei* -Ziyani-, de la podredumbre del pimiento (*Capsicum annuum* L.) causada por *Phytophthora capsici*", *Anales de Biología*, 2004, Núm. 26, pp. 69-78, [en línea]: <<http://revistas.um.es/analesbio/article/view/30471/29651>>, [Consulta: 15 de junio de 2014].
- [12] FALCONÍ, S.C.E., "Control biológico de enfermedades de plantas en Ecuador" en Bettiol, W. *et al.* (Eds.) "Control biológico de enfermedades de plantas en América Latina y el Caribe", 2014, pp. 219-248, [en línea]: <<http://www.alice.cnptia.embrapa.br/alice/bitstream/doc/1012615/1/2014LV01.pdf>>, [Consulta: 6 de septiembre de 2015].
- [13] FRANCO-CORREA, M., *Evaluación de caracteres PGPR en actinomicetos e interacciones de estas rizobacterias con hongos formadores de micorrizas*, Tesis doctoral, Universidad de Granada: España, 2008.
- [14] FRANCO-CORREA, M. *et al.*, "Evaluation of actinomycete strains for key traits related whit plant growth promotion and mycorrhiza helping activities", *Applied Soil Ecology*, 2010, Vol. 45, Núm 3, pp. 209-217, [en línea]: <<http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0929139310000703>>, [Consulta: junio de 2014].
- [15] GALINDO, E. *et al.*, "The challenges of introducing a new biofungicide to the market: A case study", *Electronic Journal of Biotechnology*, 2013, Vol. 16, Núm. 3, [en línea]: <<http://www.ejbiotechnology.info/index.php/ejbiotechnology/article/view/v16n3-6>>, [Consulta: 6 de septiembre de 2015].
- [16] GALINDO E. *et al.*, "Desarrollo histórico y los retos tecnológicos y legales para comercializar *Fungifree* AB®, el primer biofungicida 100% mexicano", *TIP Revista Especializada en Ciencias Químico-Biológicas*, 2015, Vol. 18, Núm. 1, pp. 52-60, [en línea]: <<http://www.revistas.unam.mx/index.php/tip/article/view/49815>>, [Consulta: 6 de septiembre de 2015].
- [17] GUTIÉRREZ-RAMÍREZ, A. *et al.*, "Control biológico como herramienta sustentable en el manejo de plagas en el manejo de plagas y su uso en el estado de Nayarit, México", *Biociencias*, 2013, Vol. 2, Núm. 3, pp. 102-112, [en línea]: <<http://biociencias.uan.edu.mx/publicaciones/04-03/biociencias4-3-3.pdf>>, [Consulta: 15 de junio de 2014].
- [18] HIDALGO-DIAZ, L. *et al.*, "Experiencias del uso del bionemático KlamiC en el manejo de nematodos formadores de agallas en cultivos protegidos", *2010 Memorias del Congreso Científico del INCA*, XVII, San José de las Lajas, 22-26 nov.

- [19] INÉS-CARDONA, G., C.P. Peña-Venegas, M. Ruíz-García, "Comunidades de hongos actinomicetos en tres tipos de vegetación de la Amazonia colombiana: abundancia, morfotipos y el gen 16s ADN^r", *Biología Tropical*, 2009, Vol. 57, Núm. 4, pp. 1119-1139, [en línea]: <<http://revistas.ucr.ac.cr/index.php/rbt/article/view/5451/5197>>, [Consulta: Junio de 2014].
- [20] INFANTE, D., B. Martínez, N. González, Y. Reyes, "Mecanismos de acción de *Trichoderma* frente a hongos fitopatógenos", *Revista de Protección Vegetal*, 2009, Vol. 24, Núm. 1, pp. 14-21, [en línea]: <<http://scielo.sld.cu/pdf/rpv/v24n1/rpv02109.pdf>>, [Consulta: 15 de junio de 2014].
- [21] KOONTZ, J. y J. E. MARCY, "Formation of natamycin: cyclodextrin inclusion complexes and their characterization", *Journal of Agriculture and Food Chemistry*, 2003, Vol. 51, pp. 7106-7110, [en línea]: <<http://pubs.acs.org/doi/abs/10.1021/jf030332y>>, [Consulta: 15 de junio de 2014].
- [22] LI, Z., W. Long, J. Zheng y J. Lei, "Isolation and identification of *Phytophthora capsici* in Guangdong Province and measurement of their pathogenicity and physiological race differentiation", *Frontiers of Agriculture in China*, 2007, Vol. 1, pp. 377-381, [en línea]: <<http://journal.hep.com.cn/fag/EN/10.1007/s11703-007-0063-2#1>>, [Consulta: 15 de junio de 2014].
- [23] MARTÍNEZ-BOLAÑOS, L. *et al.*, "Resistencia a fungicidas en poblaciones de *Mycosphaerella fijiensis* del sureste mexicano" *Agrociencia*, 2012, Vol. 46, pp. 707-717, [en línea]: <<http://www.colpos.mx/agrociencia/Bimestral/2012/oct-nov/art-6.pdf>>, [Consulta: 15 de junio de 2014].
- [24] MATA, G.X.V., G.M.A Obregón, "Control biológico de enfermedades de plantas en Costa Rica" en Bettiol, W. *et al.* (Eds.) *Control biológico de enfermedades de plantas en América Latina y el Caribe*, 2014, pp. 181-200, [en línea]: <<http://www.alice.cnptia.embrapa.br/alice/bitstream/doc/1012615/1/2014LV01.pdf>>, [Consulta: 6 de septiembre de 2015].
- [25] MEDINA-CUEVAS, H.M., Z. Evangelista-Martínez, "Aislamiento y búsqueda de actinobacterias del suelo productoras de enzimas extracelulares y compuestos con actividad antimicrobiana" *UNACAR Tecnociencia*, 2011, Vol. 5, pp. 72-78, [en línea]: <http://www.unacar.mx/contenido/tecnociencia/tecnociencia_enero_junio11/tema_8_aislamiento_y_busqueda.pdf>, [Consulta: 15 de junio de 2014].
- [26] MOLINA-MERCADER, G., S. Zaldúa-Flores, G. González-Vargas y E. Sanfuentes-Von-Stowasser, "Selección de hongos antagonistas para el control biológico de *Botrytis cinerea* en viveros forestales en Chile", *Bosque*, 2006, Vol. 27, pp. 126-134, [en línea]: <<http://www.scielo.cl/pdf/bosque/v27n2/art07.pdf>>, [Consulta: 15 de junio de 2014].

- [27] QUIÑONES-AGUILAR, E., Z. Evangelista-Martínez, J. Qui-Zapata, G. Rincón-Enríquez, "Control *in vitro* de *Dickeya dadantii* cepa 3937 con actinomicetos del suelo" en L. Sánchez C. *et al.* (cord.) *Biotecnología y agricultura sustentable*, UAZ, Zacatecas México, 2014, pp. 27-30, [en línea]: <<http://cienciasbiologicas.uaz.edu.mx/documents/694831/8e04d436-3cf5-4012-a44a-38b1273d4d46>>, [Consulta: 6 de septiembre de 2015].
- [28] RINCÓN-ENRÍQUEZ, G., L. López-Pérez, E.E. Quiñones-Aguilar, "Efectividad biológica *in vitro* de actinomicetos sobre el agente causal del tizón de halo en frijol", *Revista Fitotecnia Mexicana*, 2014a, Vol. 37, pp. 229-234, [en línea]: <<http://www.revistafitotecniamexicana.org/documentos/37-3/6a.pdf>>, [Consulta: 12 de octubre de 2014].
- [29] RINCÓN-ENRÍQUEZ, G., Z. Evangelista-Martínez, E. Quiñones-Aguilar, "Actividad antibacteriana *in vitro* de una colección de actinomicetos contra *Pectobacterium carotovorum* cepa 71" en L. Sánchez C. *et al.* (cord.) *Biotecnología y agricultura sustentable*, UAZ, Zacatecas México, 2014b, pp. 21-25, [en línea]: <<http://cienciasbiologicas.uaz.edu.mx/documents/694831/8e04d436-3cf5-4012-a44a-38b1273d4d46>>, [Consulta: 6 de septiembre de 2015].
- [30] RODRÍGUEZ-VALDÉS, C., G. Rosabal-Sardiñas, Y. Morales-Pérez, C. Vallín-Plous, "Evaluación de la capacidad de producción de antibióticos por la cepa *Streptomyces diastaticus* SQF108 modificada genéticamente", *Revista CENIC Ciencias Biológicas*, 2005, Vol. 36, pp. 93-96, [en línea]: <<http://revista.cnic.edu.cu/revistaCB/sites/default/files/articulos/CB-2005-2-093-096.pdf>>, [Consulta: 15 de junio de 2014].
- [31] SABARATNAM, S., J.A. Traquair, "Formulation of a *Streptomyces* biocontrol agent for the suppression of the *Rhizoctonia* damping-off in tomato transplants", *Biological Control Journal*, 2002, Vol. 23, pp. 245-253, [en línea]: <<http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S104996440191014X>>, [Consulta: 15 de junio de 2014].
- [32] SALAZAR-ANTÓN, W., N.E. Tórrez, H.Á. Caballero, "Control biológico de enfermedades de plantas en Nicaragua" en Bettiol, W., *et al.* (Eds.) *Control biológico de enfermedades de plantas en América Latina y el Caribe*, 2014, pp. 287-296, [en línea]: <<http://www.alice.cnptia.embrapa.br/alice/bitstream/doc/1012615/1/2014LV01.pdf>>, [Consulta: 6 de septiembre de 2015].
- [33] TORRES, D., T. Capote, "Agroquímicos un problema ambiental global: uso del análisis químico como herramienta para el monitoreo ambiental", *Revista Ecosistemas*, 2004, Vol. 13, pp. 2-6, [en línea]: <<http://www.revistaecosistemas.net/index.php/ecosistemas/article/view/201>>, [Consulta: 15 de junio de 2014].
- [34] STEFANOVA, M., M.E. Díaz de Villegas, C.J. Mena, "Control biológico de enfermedades de plantas en Cuba" en Bettiol, W. *et al.* (Eds.) *Control*

biológico de enfermedades de plantas en América Latina y el Caribe, 2014, pp. 201-218, [en línea]: <<http://www.alice.cnptia.embrapa.br/alice/bitstream/doc/1012615/1/2014LV01.pdf>>, [Consulta: 6 de septiembre de 2015].

[35] VILLA, P., I. Alfonso, M.J. Rivero, G. González, "Evaluación de cepas de *Bacillus subtilis* bioantagonistas de hongos fitopatógenos del género *Fusarium*", *Revista ICIDCA*, 2007, Vol. 41, pp. 52-56, [en línea]: <<http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=223114967009>>, [Consulta: 15 de junio de 2014].

[36] WAGNER, B., L.A. Maffia, M.L. Marcico y P. de Castro, "Control biológico de enfermedades de plantas en Brasil" en Bettiol, W. *et al.* (Eds.) *Control biológico de enfermedades de plantas en América Latina y el Caribe*, 2014, pp. 91-138, [en línea]: <<http://www.alice.cnptia.embrapa.br/alice/bitstream/doc/1012615/1/2014LV01.pdf>>, [Consulta: 6 de septiembre de 2015].