

Bioplaguicidas: Mecanismos de acción biocida en insectos plaga

Biopesticidas: Mechanisms of biocidal action in pest insects

Biopesticidas: Mecanismos de ação biocida em insetos-plaga

Recibido: 07/06/2021 | Revisado: 11/06/2021 | Acepto: 13/06/2021 | Publicado: 27/06/2021

Angela Verónica Choque Miranda

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-1637-8246>
Universidad Nacional Jorge Basadre Grohmann, Perú
E-mail: achoquem@unjbg.edu.pe

Yemile del Carmen Berrios Espejo

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-9706-9949>
Universidad Nacional Jorge Basadre Grohmann, Perú
E-mail: yberriose@unjbg.edu.pe

Jorge Luis Tomas Florez Salas

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-3533-2956>
Universidad Nacional de Moquegua, Perú
E-mail: jflorezs@hotmail.com

Hebert Hernan Soto Gonzales

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-9936-1943>
Universidad Nacional de Moquegua, Perú
E-mail: hsotog@unam.edu.pe

Jorge González Aguilera

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-7308-0967>
Universidade Federal do Mato Grosso do Sul, Brasil
E-mail: j51173@yahoo.com

Leandris Argentel Martínez

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-0353-2251>
Instituto Tecnológico del Valle del Yaqui, México
E-mail: oleinismora@gmail.com

Resumen

Las plagas de insectos son la principal preocupación de los agricultores, ello los ha llevado a ejercer prácticas inadecuadas de control; provocando un uso indiscriminado de los plaguicidas químicos; lo que ha traído como consecuencia el deterioro y desarmonización del ambiente y la salud humana. En los últimos años, se tiene como una alternativa saludable para el control de los insectos plaga, a los bioplaguicidas; cuyos mecanismos de acción biocida, motivó la presente revisión. En este artículo de revisión se utilizó 63 artículos científicos de investigación en entomopatógenos, de los cuales 20 corresponden a temas desde un enfoque genético (genes de virulencia), 23 artículos detallan los mecanismos de acción por hongos entomopatógenos, 08 explican los mecanismos de acción que ejerce la bacteria *Bacillus thuringiensis* y 12 artículos sobre características de los bioinsecticidas microbianos comerciales. Con lo cual podemos concluir que los hongos y bacterias son los microorganismos entomopatógenos más empleados en la formulación de los bioplaguicidas, siendo las especies *Metarhizium anisopliae*, *Beauveria bassiana* y *Bacillus thuringiensis* las especies más utilizadas. De este último su efectividad biocida se fundamenta en la acción de la proteína Cry y de los primeros su efectividad depende de la adhesión de la espora a la cutícula del insecto plaga.

Palabras claves: Control biológico; Entomopatógeno; Adhesina; Toxina cry.

Abstract

Insect pests are the main concern of farmers, this has led them to use inadequate control practices; causing an indiscriminated use of chemical pesticides which has resulted in the deterioration and disharmonization of the environment and human health. In recent years, biopesticides have been used as a healthy alternative for the control of pest insects whose biocidal action mechanisms motivated this review. In this article, 63 scientific research articles on entomopathogens were used from which 20 correspond to topics from a genetic approach (virulence genes), 23 articles detail the mechanisms of action by entomopathogenic fungi, 08 explain the mechanisms of action that exerts the bacterium *Bacillus thuringiensis* and 12 articles on characteristics of commercial microbial bioinsecticides. It can be concluded that fungi and bacteria are the most entomopathogenic microorganisms used in the formulation of biopesticides, being the species *Metarhizium anisopliae*, *Beauveria bassiana* and *Bacillus thuringiensis* the most used species. From this last, its biocidal effectiveness is based on the action of the Cry protein and of the first mentioned its effectiveness depends on the adhesion of the spore to the cuticle of the pest insect.

Keywords: Biological control; Entomopathogenic; Adhesin; Cry toxin.

Resumo

As pragas de insetos são a principal preocupação dos agricultores, o que os leva a exercer práticas de controle inadequadas; causando um uso indiscriminado de pesticidas químicos; o que resultou na deterioração e desarmonização do meio ambiente e da saúde humana. Nos últimos anos, os biopesticidas têm sido utilizados como alternativa saudável para o controle de insetos-praga; cujos mecanismos de ação biocida motivaram a presente revisão. Neste artigo de revisão, foram utilizados 63 artigos de pesquisa científica sobre entomopatógenos, dos quais 20 correspondem a tópicos de uma abordagem genética (genes de virulência), 23 artigos detalham os mecanismos de ação dos fungos entomopatogênicos, 08 explicam os mecanismos de ação que exerce a bactéria *Bacillus thuringiensis* e 12 artigos sobre características de bioinseticidas microbianos comerciais. Com isso podemos concluir que fungos e bactérias são os microrganismos entomopatogênicos mais utilizados na formulação de biopesticidas, sendo as espécies *Metarhizium anisopliae*, *Beauveria bassiana* e *Bacillus thuringiensis* as espécies mais utilizadas. Destas últimas, sua eficácia biocida baseia-se na ação da proteína Cry e, das primeiras, sua eficácia depende da adesão do esporo à cutícula do inseto praga.

Palavras-chave: Controle biológico; Entomopatogênico; Adhesin; Toxina cry.

1. Introducción

Los bioplaguicidas son la alternativa saludable para controlar las plagas de los cultivos agrícolas, por el hecho de que sus formulaciones están compuestas por organismos vivos completos, sus partes o productos proteicos. Estos organismos vivos son también llamados agentes de control biológico, entre los que figuran las bacterias, los hongos, los parásitos y los virus (Ibarra, 2006).

Los bioplaguicidas compuestos con hongos entomopatógenos más utilizados son los que contienen a los hongos microscópicos de los géneros *Metarhizium* y *Beauveria* (Butt et al., 2016) ya que estos dos géneros presentan diferentes formas de acción que no solo actúan eliminando al insecto plaga sino también estableciendo relaciones benéficas con las plantas (Litwin et al., 2020). Diversas investigaciones han demostrado que los hongos entomopatógenos a diferencia de las bacterias y virus infectan a los insectos por penetración directa de la cutícula (Bilgo et al., 2018), en la cual se evidencia en un primer momento la acción de fuerzas hidrófobas y electrostáticas seguido de una actividad dirigida por hidrofobinas (Skinner et al., 2014).

Adicionalmente, podemos mencionar que, si bien los hongos se demoran en relación al uso de químicos entre una a tres semanas para eliminar al insecto plaga, su efectividad como controlador biológico se expresa desde el momento en que infecta al insecto ya que este deja de alimentarse de la planta (Pucheta et al., 2006).

Por otro lado, los bioplaguicidas basados en bacterias, en especial aquellos compuestos por *Bacillus thuringiensis*, se encuentran representando aproximadamente el 90% del mercado de bioplaguicidas (Sanchis y Bourguet, 2009), debido a que *B. thuringiensis* presenta una actividad larvicida rápida pero sostenida, además es de fácil aplicación ya que se emplea equipos estándar y por si fuera poco sus efectos sobre los insectos benéficos y organismos no objetivos son insignificantes (Villarreal-Delgado et al., 2018).

Los bioplaguicidas con *B. thuringiensis*, deben su efectividad a la acción que ejerce la proteína Cry, la cual es sintetizada por la bacteria durante su proceso de esporulación, la misma que es tóxica para distintas larvas de insectos (Lacey et al., 2015).

Teniendo en consideración todo lo antes mencionado podemos afirmar que la principal fortaleza de los bioplaguicidas está basada en los diferentes mecanismos de acción que ejercen estos microorganismos sobre los insectos plagas. Motivo por el cual en la presente revisión se realiza una descripción de la acción biocida que ejercen los hongos y bacterias entomopatógenas, por ser estos los agentes de control biológico más empleados en las formulaciones de los bioplaguicidas comerciales

2. Metodología

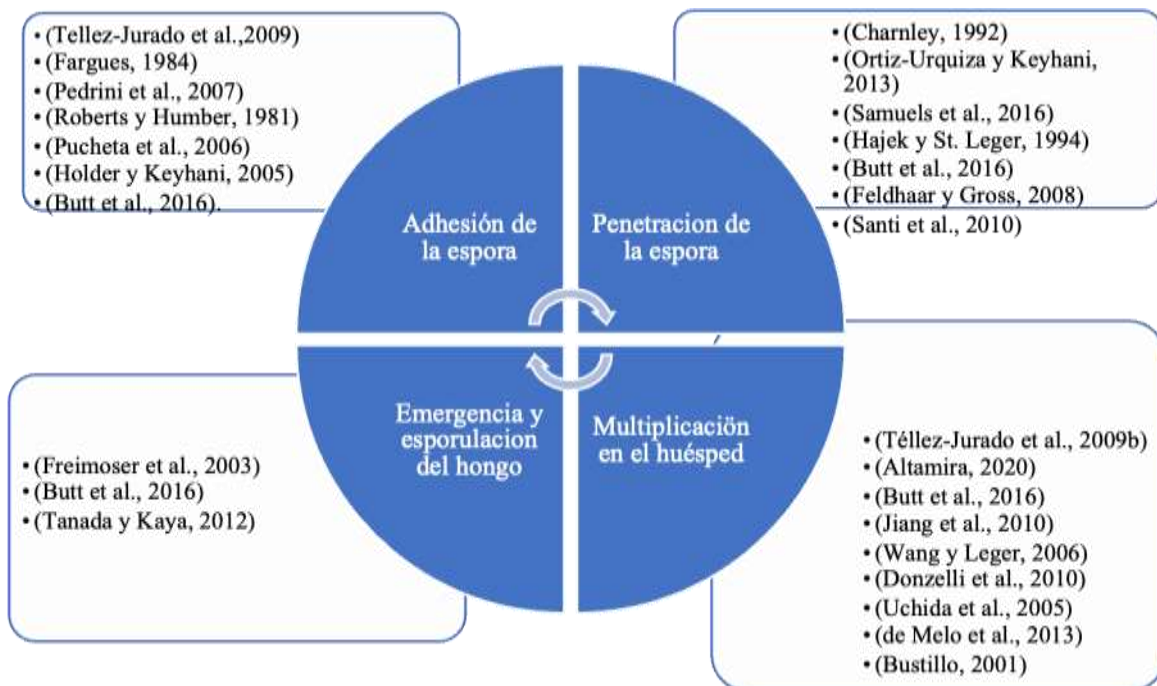
Esta investigación es una revisión de literatura narrativa (Rother, 2007). Se seleccionaron 63 artículos científicos de investigación en entomopatógenos, en donde: i) 20 corresponden a temas desde un enfoque genético (genes de virulencia), ii) 23 artículos detallan los mecanismos de acción por hongos entomopatógenos, iii) 08 explican los mecanismos de acción que ejerce la bacteria *Bacillus thuringiensis* y iv) 12 artículos sobre características de los bioinsecticidas microbianos comerciales. Para tal efecto se eligieron artículos publicados entre los años 1981 al 2021, en los que se incluyeron artículos de investigación que evidencian actividades de bioplaguicidas, de los que se excluyeron los trabajos de finalización del curso, monografías, disertaciones y tesis.

3. Resultados y Discusión

3.1 Mecanismo de acción de hongos entomopatógenos

Diversas investigaciones han demostrado que los mecanismos de acción insecticida de los hongos a diferencia de bacterias y virus, inicia cuando el hongo infecta a los insectos por penetración directa sobre la cutícula (Bilgo et al., 2018), en la cual participan diversas enzimas así como la acción de fuerzas hidrófobas y electrostáticas seguido de una actividad dirigida por hidrofobinas (Skinner et al., 2014). (ver Figuras 1 y 2).

Figura 1. Investigaciones relacionadas con los mecanismos de acción de los hongos entomopatógenos descritos en la literatura.



Fuente: Autores.

3.1.1 Adhesión de la espora

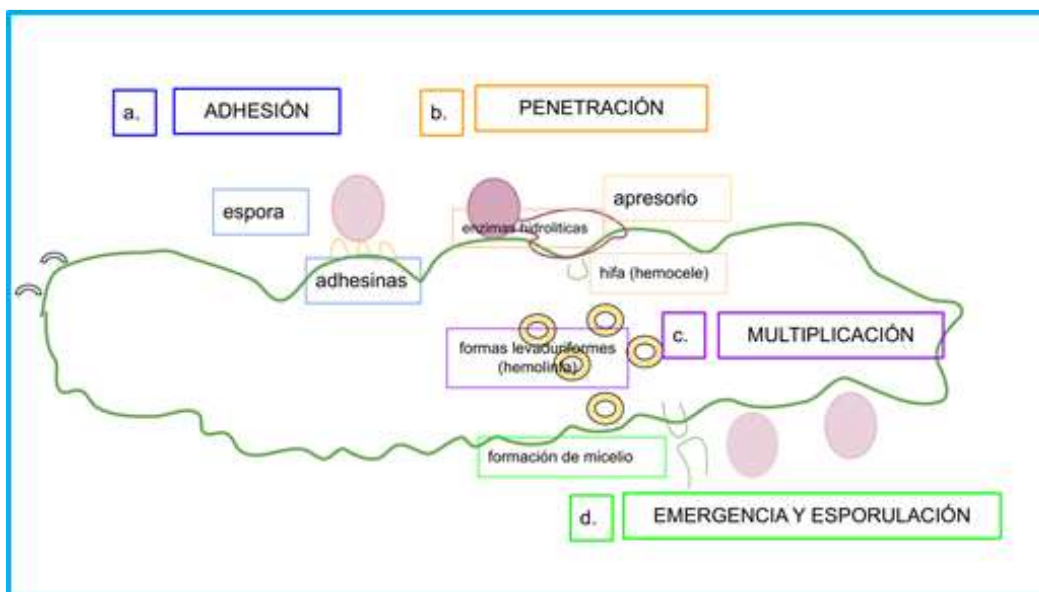
La adhesión de los hongos entomopatógenos sobre la cutícula de los insectos implica mecanismos tanto físicos como químicos (Fargues, 1984). Es así, que todo inicia cuando la espora se deposita en la superficie del insecto (Téllez-Jurado et al., 2009), para luego continuar con la adsorción de la espora, en el cual se da el reconocimiento de receptores específicos (glicoproteínas) en el insecto (Pedrini et al., 2007), seguido de la activación de enzimas por parte del huésped como del hongo (Roberts y Humber, 1981) para luego germinar y formar el apresorio (Pucheta et al., 2006).

Por otro lado, es importante señalar que cuando sucede la adhesión de la espora del hongo en la cutícula, participan proteínas tipo adhesinas las que son sintetizadas por el hongo (Holder y Keyhani, 2005). Finalmente, cabe resaltar que la etapa de adhesión es un condicionante importante, ya que el éxito de la muerte del insecto depende del número de esporas que se adhieren a la cutícula (Butt et al., 2016).

3.1.2 Penetración de la espora

Existen características de la cutícula del huésped, que condicionan este proceso como son el grosor, la esclerotización y la presencia de sustancias antifúngicas y nutricionales (Charnley, 1992). Así mismo esta cutícula es rica en lípidos, quitina y proteínas esclerotizadas (Ortiz-Urquiza y Keyhani, 2013). Terminado la adhesión de la espora (Figura 2), se inicia la fase de penetración, con la degradación de la cutícula, por acción de enzimas que se sitúan en el apresorio (Samuels et al., 2016), ello conlleva a la ruptura de la cutícula, para luego continuar con la penetración de las hifas a través de la rajaduras (Hajek y St. Leger, 1994). Durante esta etapa de la penetración además de actuar enzimas hidrolíticas también participan moléculas que inhabilitan las respuestas inmunitarias del huésped (Butt et al., 2016); sin embargo, el huésped puede expresar su defensa con antimicrobianos, entre péptidos y especies reactivas de oxígeno, que muchas veces puede suprimir al hongo (Feldhaar y Gross, 2008). Por otro lado, para que el hongo finalmente ingrese al hemocele e infecte sus tejidos, este secreta fosfolipasa C para hidrolizar los enlaces fosfodiéster que se encuentran en la membrana celular del huésped (Santi et al., 2010). Por último, es importante señalar que las diferentes enzimas y moléculas están codificadas por genes, los mismos que se presentan en la Tabla 1.

Figura 2. Etapas que ilustran el mecanismo de acción de los hongos entomopatógenos: a. Adhesión, la espora se deposita en la superficie del insecto y allí participan proteínas “adhesinas” producidas por el hongo; b. Penetración, formación del apresorio y ruptura de la cutícula y penetración de hifas al hemocele; c. Multiplicación, transformación de la forma micelial a levaduriforme, bajo la cual se multiplica, absorbe nutrientes, provoca cambios fisiológicos y la muerte del insecto; d. Emergencia y esporulación, el hongo vuelve a su forma micelial, emerge del insecto y esporula.



Fuente: Autores.

Tabla 1. Genes que se expresan en los mecanismos de acción de hongos y bacterias entomopatógenas.

Función entomopatógena	Genes de virulencia	Función de las Proteínas	Especie	Citas bibliográficas
Adhesión a la cutícula	MAD1, MAD2	Adhesinas	<i>Metarhizium anisopliae</i> , <i>Metarhizium brunneum</i> , <i>Beauveria bassiana</i>	(Shang et al., 2015)
	Hyd1, Hyd2, Hyd3	Hidrofobinas	<i>Beauveria bassiana</i> , <i>Metarhizium brunneum</i>	(Sevim et al., 2012)
	SsgA	Hidrofobinas	<i>Metarhizium anisopliae</i>	(Li et al., 2010)
	CWP10	Incrementa la hidrofobicidad de las esporas	<i>Metarhizium anisopliae</i>	(Li et al., 2010)
Degradación de cutícula	Pr1, Pr2, Pr4	Subtilisina, tripsina, cisteína proteasa	<i>Metarhizium anisopliae</i>	(Rosas-García et al., 2014; Wang et al., 2002)
	chi 1, chi 2, chi 3, chi 4	Quitinasas	<i>Metarhizium anisopliae</i>	(Baratto et al., 2006)
	Bbchit1, Bbchit2	Quitinasas	<i>Beauveria bassiana</i>	(Fang et al., 2005)
	Vlchit1	Quitinasas	<i>Verticillium lecanii</i>	(Zhu et al., 2008)
Manejo del estrés	HSP25, HSP30, HSP70, HSP90	Proteínas de shock térmico	<i>Beauveria bassiana</i>	(Zhou et al., 2018; Wang et al., 2020)
	Hog1, Pmr1	Quinasa activada por mitógeno	<i>Beauveria bassiana</i>	(Zhang et al., 2009)
Adaptación a la hemolinfa/ inmunomodulación	Mos1	Osmosensor	<i>Beauveria bassiana</i>	(Lee et al., 2018)
	Mcl1	Colágeno	<i>Metarhizium brunneum</i> <i>Metarhizium acridum</i> <i>Metarhizium robertsii</i>	(Aw y Hue, 2017; Xie et al., 2019)
	Mr-npc2a	Carrier de esterol	<i>Beauveria bassiana</i>	(Sharma et al., 2020)
	dtxS1-dtxS4	Biosíntesis de dextruxinas	<i>Metarhizium robertsii</i> <i>Metarhizium anisopliae</i>	(Wang et al., 2012)
Multifactorial (Factores de transcripción)	MrpacC	Regula la esporulación, la penetración de cutículas y la evasión inmune	<i>Metarhizium robertsii</i>	(Huang et al., 2015)
	MrSkn7	Controla la esporulación, la integridad de la pared celular, la autólisis y la virulencia	<i>Metarhizium robertsii</i>	(Shang et al., 2015)
	cag8	Involucrado en la síntesis de conidiación, virulencia e hidrofobina.	<i>Metarhizium anisopliae</i>	(Fang et al., 2007)
Formación de poro	Cry	Delta toxina (proteína paraesporal)	<i>Bacillus thuringiensis</i>	(Deng et al., 2014)
	Vip	Proteínas insecticidas vegetativas	<i>Bacillus thuringiensis</i>	(Güney et al., 2019)
Receptor proteico de las toxinas	Cyt	Proteínas hemolíticas y citolíticas	<i>Bacillus thuringiensis</i>	(Bravo et al., 2017)

Fuente: Autores.

3.2 Multiplicación en el huésped

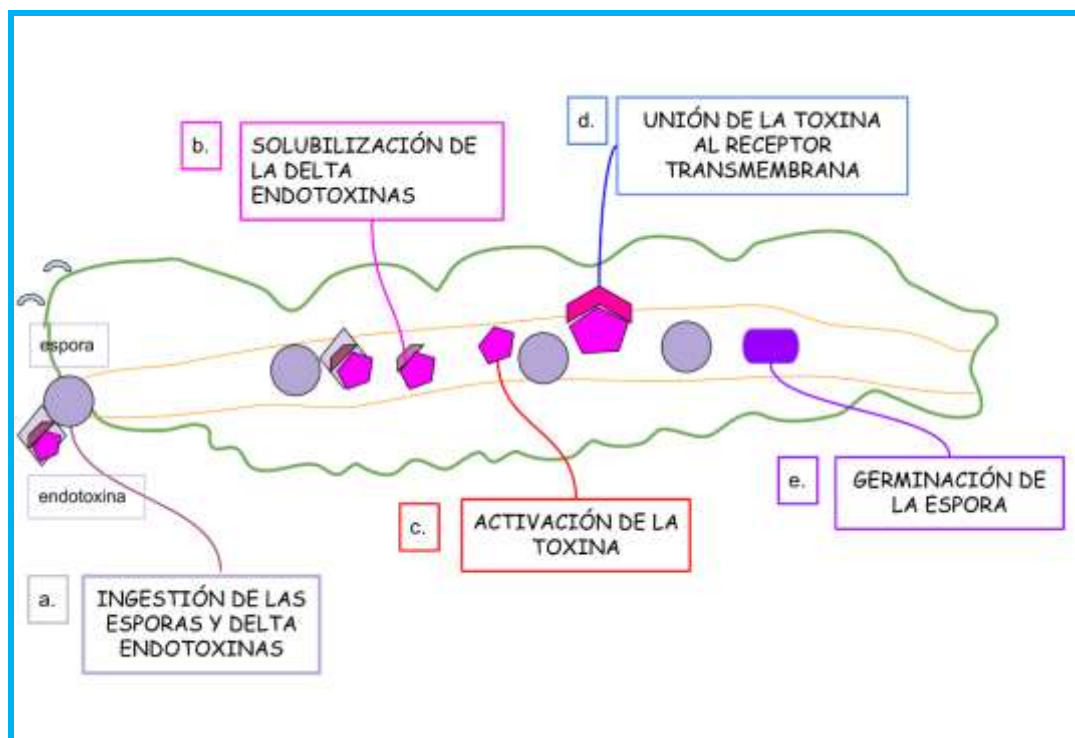
Cuando el hongo llega al hemocele e invade la hemolinfa, muchos de ellos pasan de su forma micelial a la forma levaduriforme (Téllez-Jurado et al., 2009). Bajo esta forma se multiplica y con ella adquiere una gran ventaja, con respecto a superficie/volumen, en la absorción de nutrientes (Altamira, 2020). Sin embargo, ello provoca la expresión y secreción de

receptores de reconocimiento de patógenos del insecto a nivel de la hemolinfa, superficie de hemocitos, cuerpo graso y membranas de las células epidérmicas (Butt et al., 2016). También a modo de defensa producen moléculas (lectinas, inhibidores de fenoloxidasa, péptidos antimicrobianos) y radicales reactivos de oxígeno y nitrógeno (Jiang et al., 2010). Por su parte, los hongos tratan de minimizar las defensas inmunes del huésped, a través de la producción de toxinas, cambios estructurales en su pared celular y resistencia a péptidos antimicrobianos (Wang y Leger, 2006). También se sabe de la existencia de metabolitos secundarios, que sirven para evitar la defensa del insecto y la propagación de oportunistas (Donzelli et al., 2010), actuando como inmunomoduladores (aumenta la producción de conidios) y antimicrobianos, entre los que figura las hidroxifungerinas (Uchida et al., 2005) y la miriociña (de Melo et al., 2013), los mismos que favorecen la permanencia eficaz del hongo (Altamira, 2020). Finalmente, la multiplicación del hongo provoca cambios fisiológicos anormales en el insecto sobreviniendo la muerte de este (Bustillo, 2001)

3.3 Emergencia y esporulación

Con la muerte del insecto, los nutrientes se agotan (fuentes de nitrógeno) ello provoca nuevamente que el hongo adquiera su forma micelial (Freimoser et al., 2003) y de esta forma emerge del insecto y en condiciones de humedad y temperatura se produce la esporulación en la superficie del cadáver (Butt et al., 2016). En secuencia sucede la dispersión de la espora y su adhesión en un nuevo huésped (Tanada y Kaya, 2012)

Figura 3. Etapas del mecanismo de acción de *Bacillus thuringiensis* en la larva del insecto: a. Ingestión de las esporas y delta endotoxinas, tanto la espora como la delta endotoxina (Cry) llegan al intestino medio; b. Solubilización de la delta endotoxina, liberación en forma de protoxinas en pH alcalino; c. Activación de la toxina, por acción de proteasas del intestino la cual provoca la liberación del fragmento tóxico; d. Unión de la toxina al receptor transmembrana, la toxina se une al receptor transmembranal “caderina”, ingresa a través de ella, lo cual provoca la formación de un poro lítico, gracias al cual se da un desequilibrio osmótico; e. Germinación de la espora, bajo esta forma invade en su totalidad al insecto provocando septicemia y daño en los tejidos

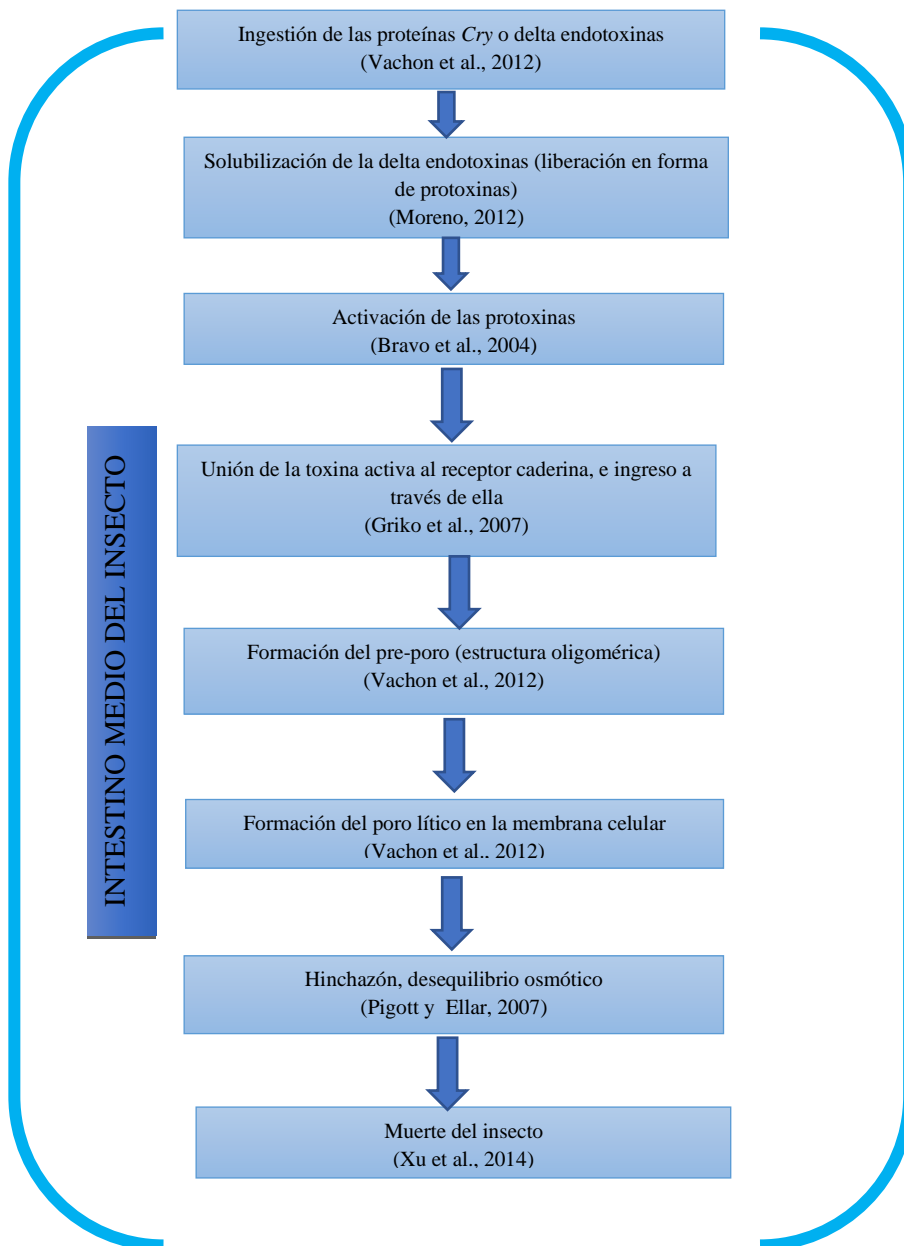


Fuente: Autores.

3.4 Mecanismo de acción de *Bacillus thuringiensis*

Bacillus thuringiensis es una bacteria entomopatógena, con forma de bastón, Gram positiva, formadora de esporas se encuentra generalmente en el suelo, polvo, insectos muertos y agua (Hernandez-Fernandez, 2016). *B. thuringiensis*, es la más usada en la formulación de biopesticidas (López-Pazos y Cerón, 2010) gracias a su alta especificidad, a su mínima incidencia de fenómenos de resistencia y por no afectar o dañar al hombre (Lacey et al., 2015) ni a la entomofauna benéfica del ambiente (Schnepf et al., 1998). Otra de las razones importantes por las cuales es la más empleada en la formulación de biopesticidas, es que *B. thuringiensis* posee una inclusión parasporal de naturaleza proteica que resulta ser tóxico para las larvas de insectos plagas (Xu et al., 2014), conocida como proteína *Cry*. (Figura 3).

Figura 4. Resumen del mecanismo de acción de *Bacillus thuringiensis* en el insecto.



El mecanismo de acción insecticida de *B. thuringiensis* (Figura 3), inicia cuando las proteínas *Cry* o delta endotoxinas son ingeridos por las larvas (Vachon et al., 2012). Ya en el intestino medio de la larva estas delta endotoxinas son solubilizadas

(liberación en forma de protoxinas) gracias al pH alcalino que existe (Moreno, 2012), seguidamente sucede la activación de las protoxinas provocada por proteasas del intestino, estas cortan la protoxina liberándose de esta manera el fragmento tóxico, las mismas que serán las responsables de la muerte del insecto (Bravo et al., 2004), esta toxina activa se une al receptor caderina (proteína transmembranal), localizado a nivel de la microvellosidades (Griko et al., 2007), e ingresa a través de ella e inmediatamente se da una cascada de señalización provocando la formación de una estructura oligomérica, primero como un pre-poro para terminar en un poro lítico (Vachon et al., 2012) a través del cual ocurre el paso de iones y agua, lo que provoca hinchazón y desequilibrio osmótico (Pigott y Ellar, 2007). Finalmente sucede la muerte del insecto debido a que se dan condiciones para la germinación de las esporas y de esta forma *B. thuringiensis* invade en su totalidad al huésped provocando septicemia y daño en los tejidos (Figura 4) (Xu et al., 2014).

3.5 Importancia de los microorganismos nativos entomopatógenos en la fabricación de bioinsecticidas comerciales

Aun cuando se sabe que los bioinsecticidas pueden demostrar eficacia y cuidar el ambiente, su comercialización es muy baja con respecto a los insecticidas químicos, en el Perú por ejemplo, del total de productos registrados para control de plagas (Tabla 2), en el año 2019, solo un 20% aproximadamente corresponde a bioplaguicidas (SENASA, 2021). Esta demanda es limitada ya que muchas de las formulaciones no mantienen su viabilidad y virulencia (Moreno, 2012) debido a que los agentes biológicos con los que han sido formulados se ven afectados por los factores abióticos (temperatura, radiación UV, humedad) en donde son aplicados (Fernández y Juncosa, 2002). Es así, que los bioinsecticidas demuestran alta efectividad en ambientes similares al lugar del que fueron obtenidos (Muñoz, 2018). Por ello es importante, el desarrollo de bioinsecticidas que incluya formulaciones con principios activos (microorganismos) propios (nativos) del lugar donde va ser aplicado, para una mayor efectividad.

Tabla 2. Bioinsecticidas microbianos comerciales distribuidos en Perú.

Nombre comercial	Empresa Biotecnológica /país de origen	Ingrediente activo	Concentración	Especificidad	Cultivos de aplicación	Dosis
TURINCOL®	FUNGICOL DEL PERU S.A.C / PERU	<i>Bacillus thuringiensis</i> var. <i>Kurstaki</i> .	32.000.000 unidades internacionales por cm ³ de producto formulado.	Larvas de insectos del orden Lepidóptera de primero y segundo instar.	Col, coliflor, brócoli, melón, pepino, sandía, caña de azúcar, sorgo, maíz, alfalfa, papa, frijol, fresa, palma, tomate, tabaco, ajonjolí	250 a 500 cm ³ por cada 200 litros de agua
INSECBIOL	FUNGICOL DEL PERU S.A.C / PERU	<i>Metarhizium anisopliae</i> <i>Beauveria bassiana</i> <i>Paecilomyces lilacinus</i> <i>Paecilomyces fumosoroseus</i>	1 x 10 ⁸ UFC/g de producto	Diferentes plagas chupadoras, desfoliadores, picudos	Palma, arroz, café, caña de azúcar, flores, plátano, cítricos	1.000 g/ha por aplicación
BAUBASSIL®	FUNGICOL DEL PERU S.A.C / PERU	<i>Beauveria bassiana</i> .	100 millones (1x10 ⁸) de esporas o conidios / gramo de formulación	Broca del café, Picudo negro del Plátano, Picudo verde-azul de los cítricos y Taladrador de la caña	Algodón, arracacha, papa, plátano, café, flores, piñas, pastos, arroz, palma, frutales y hortalizas	Aplicaciones foliares: Usar de 250 a 500 g/cilindro. Aplicaciones edáficas usar 1,000 g/ha
METARIL^b	FUNGICOL DEL PERU S.A.C / PERU	<i>Metarhizium anisopliae</i>	1x10 esporas / gramo de producto formulado.	Chinches, gallinita ciega, barrenadores, grillos y picudos principalmente	Diferentes Cultivos agrícolas	Aplicación edáfica a razón de 1.000 g/ha. Aplicación foliar a razón de 250 a 500 g/cilindro

FUMOSIL^h	FUNGICOL DEL PERU S.A.C / PERU	<i>Paecilomyces fumosoroseus</i> o <i>Isaria fumosorosea</i>	1x10 esporas / gramo de producto formulado	Mosca blanca, cochinillas, minadores, pulgones; trips	Diferentes Cultivos agrícolas	Para aplicaciones edáficas usar 1.000 g/ha. Para aplicaciones foliares usar 250-500 g/cilindro de 200 litros de agua.
BAZTHU-32	LAINCO, S.A / ESPAÑA	<i>Bacillus thuringiensis</i> var. <i>Kurstaki</i> .	32 millones de U.I./g	Larvas de lepidópteros	Algodón, cítricos, forestales, fresa, hortícolas, manzano, olivo y tomate	0,25 – 0,5 Kg/ha recubriendo bien toda la vegetación
TUREX	CERTIS EUROPE / ESPAÑA	<i>Bacillus thuringiensis</i> <i>Aizawai</i> + <i>Kurstaki</i>	25 millones U.I./g	Orugas defoliadoras	Lechuga, hortalizas del género <i>Brassica</i> , olivo, pimiento, tomate y vid	1-2 Kg/ha 0 1,5 – 2 Kg/ha
DELFIN	CERTIS EUROPE / ESPAÑA	<i>Bacillus thuringiensis</i> <i>Kurstaki cepa SA-1</i> .	32 millones de U.I./gr	larvas de lepidópteros	Hortícolas, fresales, cítricos, olivo, vid y algodón	0,5 – 0,750 kg/ha
FUMOGAN	SOLAGRO / PERU	<i>Isaria fumosorosea</i>	1 x 10 ¹² conidios/kg	orden Díptera, Lepidóptero, Coleóptera, Hemíptera y Homóptero	Palto, arándano, espárrago, pimientos, vid y cítricos	Dosis /200L 1.6 - 4 Kg
BEAUVESOL	SOLAGRO / PERU	<i>Beauveria bassiana</i>	1 x 10 ¹² conidios/kg	Lepidóptera, Hemíptera, Coleóptera, Ortóptera y Homóptera	Arándano, Café/Cacao, tomate, tabaco, flores, cítricos, frijol, soya, cucurbitáceas, melón, pepino, sandía, berenjena, ajíes, fresas, frambuesas y palto	10 Kg/ha
Micosplag®	SERFI S.A. / PERU	<i>Beauveria bassiana</i> , <i>Metarhizium anisopliae</i> y <i>Purpureocillium lilacinum</i>	1 x 10 ⁸ esporas/g de producto	Mosquilla del brote	Espárrago	200 g/ha
Bt-2X®	SERFI S.A. / PERU	<i>Bacillus thuringiensis</i> var. <i>Kurstaki</i>	32 000 UI/mg	Gusano de Hoja, gusano perforador de la bellota, gusano medidor, gusano comedor, cogollero, comedor de follaje, gusano perforador de frutos, gusano del cesto.	Algodón, arándano, frejol, col, maíz, espárrago, mandarina, palto y pecano	0.3-0.5 Kg/ha

Fuente: Los autores.

4. Conclusiones

Los hongos y bacterias son los microorganismos más empleados en la formulación de los bioplaguicidas, con respecto a los hongos las especies que más resaltan son *Metarhizium anisopliae* y *Beauveria bassiana*, en representación de las bacterias la especie más utilizada es *Bacillus thuringiensis*. De este último su efectividad insecticida se fundamenta en la acción de la proteína Cry y de los primeros su efectividad depende de la adhesión de la espóra a la cutícula del insecto.

Estos resultados sugieren que el uso de bioplaguicidas continúa siendo una importante herramienta en el control de plagas de los principales cultivos de interés agrícola. Así mismo, que el conocimiento de las diferentes formas y formulados de los productos de bacterias y hongos que están disponibles en el mercado, mejoran la efectividad de las estrategias de control. Es por ahí la importancia de trabajos como éste, que reúnen y precisan toda esta información.

Referencias

- Altamira, P. (2020). Microorganismos con actividad entomopatogena. *Boletín INIA-Instituto de Investigaciones Agropecuarias*. <https://biblioteca.inia.cl/handle/123456789/6899>
- Aw, K. M. S. & Hue, S. M. (2017). Mode of Infection of *Metarhizium* spp. Fungus and Their Potential as Biological Control Agents. *Journal of Fungi*, 3(2), 30. <https://doi.org/10.3390/jof3020030>
- Baratto, C. M., Dutra, V., Boldo, J. T., Leiria, L. B., Vainstein, M. H. & Schrank, A. (2006). Isolation, Characterization, and Transcriptional Analysis of the Chitinase *chi2* Gene (DQ011663) from the Biocontrol Fungus *Metarhizium anisopliae* var. *Anisopliae*. *Current Microbiology*, 53(3), 217-221. <https://doi.org/10.1007/s00284-006-0078-6>
- Bilgo, E., Lovett, B., St. Leger, R. J., Sanon, A., Dabiré, R. K & Diabaté, A. (2018). Native entomopathogenic *Metarhizium* spp. From Burkina Faso and their virulence against the malaria vector *Anopheles coluzzii* and non-target insects. *Parasites & Vectors*, 11(1), 209. <https://doi.org/10.1186/s13071-018-2796-6>
- Bravo, A., Gómez, I., Conde, J., Muñoz-Garay, C., Sánchez, J., Miranda, R., Zhuang, M., Gill, S. S. & Soberón, M. (2004). Oligomerization triggers binding of a *Bacillus thuringiensis* Cry1Ab pore-forming toxin to aminopeptidase N receptor leading to insertion into membrane microdomains. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Biomembranes*, 1667(1), 38-46. <https://doi.org/10.1016/j.bbmem.2004.08.013>
- Bravo, Pacheco, S., Gómez, I., Garcia-Gómez, B., Onofre, J. & Soberón, M. (2017). Insecticidal Proteins from *Bacillus thuringiensis* and Their Mechanism of Action. En L. M. Fiuza, R. A. Polanczyk y N. Crickmore (Eds.), *Bacillus thuringiensis* and *Lysinibacillus sphaericus*: Characterization and use in the field of biocontrol (pp. 53-66). *Springer International Publishing*. https://doi.org/10.1007/978-3-319-56678-8_4
- Bustillo, A. (2001). Hongos e insectos y posibilidades de uso de control biológico de plagas en colombia. seminario Uso de entomopatógenos en Colombia. https://www.researchgate.net/publication/275462138_HONGOS_EN_INSECTOSy_POSIBILIDADES_DE_USO_EN_EL_CONTROL_BIOLOGICO_DE_PLAGAS_EN_COLOMBIA
- Butt, T. M., Coates, C. J., Dubovskiy, I. M. & Ratcliffe, N. A. (2016). Chapter Nine - Entomopathogenic Fungi: New Insights into Host-Pathogen Interactions. En B. Lovett y R. J. St. Leger (Eds.), *Advances in Genetics*, 94, 307-364. <https://doi.org/10.1016/bs.adgen.2016.01.006>
- Charnley, A. K. (1992). Mechanisms of fungal pathogenesis in insects with particular reference to locusts. <https://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=GB9124433>
- de Melo, N. R. de, Abdrahman, A., Greig, C., Mukherjee, K., Thornton, C., Ratcliffe, N. A., Vilcinskis, A. & Butt, T. M. (2013). Myriocin Significantly Increases the Mortality of a Non-Mammalian Model Host during *Candida* Pathogenesis. *PLOS ONE*, 8(11), e78905. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0078905>
- Deng, C., Peng, Q., Song, F. & Lereclus, D. (2014). Regulation of cry Gene Expression in *Bacillus thuringiensis*. *Toxins*, 6(7), 2194-2209. <https://doi.org/10.3390/toxins6072194>
- Donzelli, B. G. G., Krasnoff, S. B., Churchill, A. C. L., Vandenberg, J. D. & Gibson, D. M. (2010). Identification of a hybrid PKS-NRPS required for the biosynthesis of NG-391 in *Metarhizium robertsii*. *Current Genetics*, 56(2), 151-162. <https://doi.org/10.1007/s00294-010-0288-0>
- Fang, W., Leng, B., Xiao, Y., Jin, K., Ma, J., Fan, Y., Feng, J., Yang, X., Zhang, Y. & Pei, Y. (2005). Cloning of *Beauveria bassiana* Chitinase Gene *Bbchit1* and Its Application To Improve Fungal Strain Virulence. *Applied and Environmental Microbiology*, 71(1), 363-370. <https://doi.org/10.1128/AEM.71.1.363-370.2005>
- Fang, W., Pei, Y. & Bidochka, M. (2007). A regulator of a G protein signalling (RGS) gene, *cag8*, from the insect-pathogenic fungus *Metarhizium anisopliae* is involved in conidiation, virulence and hydrophobin synthesis. *Microbiology*, 153, 1017-1025. <https://doi.org/10.1099/mic.0.2006/002105-0>
- Fargues, J. (1984). Adhesion of the fungal spore to the insect cuticle in relation to pathogenicity. <https://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=US8719800>
- Feldhaar, H. & Gross, R. (2008). Immune reactions of insects on bacterial pathogens and mutualists. *Microbes and Infection*, 10(9), 1082-1088. <https://doi.org/10.1016/j.micinf.2008.07.010>
- Fernández, C. & Juncosa, R. (2002). Biopesticidas; la agricultura del futuro. *Phytoma*, 141, 14-19. <https://inforica2.files.wordpress.com/2010/01/1-12-biopesticidas-c2bf-la-agricultura-del-futuro.pdf>
- Freimoser, F. M., Grundschober, A., Tuor, U. & Aebi, M. (2003). Regulation of hyphal growth and sporulation of the insect pathogenic fungus *Entomophthora thripidum* in vitro. *FEMS Microbiology Letters*, 222(2), 281-287. [https://doi.org/10.1016/S0378-1097\(03\)00315-X](https://doi.org/10.1016/S0378-1097(03)00315-X)
- Griko, N. B., Rose-Young, L., Zhang, X., Carpenter, L., Candas, M., Ibrahim, M. A., Junker, M. & Bulla, L. A. (2007). Univalent Binding of the Cry1Ab Toxin of *Bacillus thuringiensis* to a Conserved Structural Motif in the Cadherin Receptor BT-R1. *Biochemistry*, 46(35), 10001-10007. <https://doi.org/10.1021/bi700769s>
- Güney, E., Adigüzel, A., Demirbağ, Z. & Sezen, K. (2019). *Bacillus thuringiensis* kurstaki strains produce vegetative insecticidal proteins (Vip 3) with high potential. *Egyptian Journal of Biological Pest Control*, 29(1), 81. <https://doi.org/10.1186/s41938-019-0180-2>
- Hajek, A. E. & St. Leger, R. J. (1994). Interactions Between Fungal Pathogens and Insect Hosts. *Annual Review of Entomology*, 39(1), 293-322. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.39.010194.001453>
- Hernandez-Fernandez, J. (2016). *Bacillus thuringiensis*: A natural tool in insect pest control. *The handbook of microbial bioresources*, 121-139. <https://www.cabi.org/cabebooks/ebook/20163199951>

- Holder, D. J. & Keyhani, N. O. (2005). Adhesion of the Entomopathogenic Fungus *Beauveria (Cordyceps) bassiana* to Substrata. *Applied and Environmental Microbiology*, 71(9), 5260-5266. <https://doi.org/10.1128/AEM.71.9.5260-5266.2005>
- Huang, W., Shang, Y., Chen, P., Gao, Q. & Wang, C. (2015). MrpAc regulates sporulation, insect cuticle penetration and immune evasion in *Metarhizium robertsii*. *Environmental Microbiology*, 17(4), 994-1008. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.12451>
- Ibarra, J. E. (2006). Los microorganismos en el control biológico de insectos y fitopatógenos. *Rev Latinoam Microbiol*, 8 <https://www.medigraphic.com/pdfs/lamicro/mi-2006/mi062k.pdf>
- Jiang, H., Vilcinskis, A. & Kanost, M. R. (2010). Immunity in Lepidopteran Insects. *En K. Söderhäll* (Ed.), *Invertebrate Immunity*, 181-204. https://doi.org/10.1007/978-1-4419-8059-5_10
- Lacey, L. A., Grzywacz, D., Shapiro-Ilan, D. I., Frutos, R., Brownbridge, M. & Goettel, M. S. (2015). Insect pathogens as biological control agents: Back to the future. *Journal of Invertebrate Pathology*, 132, 1-41. <https://doi.org/10.1016/j.jip.2015.07.009>
- Lee, S. J., Lee, M. R., Kim, S., Kim, J. C., Park, S. E., Li, D., Shin, T. Y., Nai, Y.-S. & Kim, J. S. (2018). Genomic Analysis of the Insect-Killing Fungus *Beauveria bassiana* JEF-007 as a Biopesticide. *Scientific Reports*, 8(1), 12388. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-30856-1>
- Li, J., Ying, S.-H., Shan, L.-T. & Feng, M.-G. (2010). A new non-hydrophobic cell wall protein (CWP10) of *Metarhizium anisopliae* enhances conidial hydrophobicity when expressed in *Beauveria bassiana*. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 85(4), 975-984. <https://doi.org/10.1007/s00253-009-2083-8>
- Litwin, A., Nowak, M. & Różalska, S. (2020). Entomopathogenic fungi: Unconventional applications. *Reviews in Environmental Science and Bio/Technology*, 19(1), 23-42. <https://doi.org/10.1007/s11157-020-09525-1>
- López-Pazos, S. A. & Cerón, J. (2010). Proteínas Cry de *Bacillus thuringiensis* y su interacción con coleópteros. *NOVA*, 8(14), Article 14. <https://doi.org/10.22490/24629448.449>
- Moreno, I. M. A. (2012). *Bacillus thuringiensis*, el ingrediente activo de bioinsecticidas. 17(63). <http://www.comprendamos.org/alephzero/63/aleph63.pdf>
- Muñoz T., P. A. (2018). Microorganismos como una alternativa al uso de agroquímicos. *Idesia* (Arica), 36(1), 3-5. <https://doi.org/10.4067/S0718-34292018000100003>
- Ortiz-Urquiza, A. & Keyhani, N. O. (2013). Action on the surface: Entomopathogenic fungi versus the insect cuticle. *Insects* 4: 357–374. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/26462424/>
- Pedriani, N., Crespo, R. & Juárez, M. P. (2007). Biochemistry of insect epicuticle degradation by entomopathogenic fungi. *Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Toxicology & Pharmacology*, 146(1), 124-137. <https://doi.org/10.1016/j.cbpc.2006.08.003>
- Pigott, C. R. & Ellar, D. J. (2007). Role of Receptors in *Bacillus thuringiensis* Crystal Toxin Activity. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 71(2), 255-281. <https://doi.org/10.1128/MMBR.00034-06>
- Pucheta, M., Flores-Macías, A., Rodríguez-Navarro, S. y Torre, M. (2006). Mecanismo de acción de los hongos entomopatógenos. *Interciencia: Revista de ciencia y tecnología de América*, 31(12), 856-860. <https://www.redalyc.org/pdf/339/33901204.pdf>
- Roberts, D. W. & Humber, R. A. (1981). *Entomogenous fungi. Biology of conidial fungi*, 2(201), e236. [https://www.scirp.org/\(S\(351jmbntvnsjt1aadkposzje\)\)/reference/ReferencesPapers.aspx?ReferenceID=1535851](https://www.scirp.org/(S(351jmbntvnsjt1aadkposzje))/reference/ReferencesPapers.aspx?ReferenceID=1535851)
- Rother, E. T. (2007). Revisão sistemática x Revisão Narrativa. *Acta Paulista de Enfermagem*, 20(2).
- Rosas-García, N. M., Avalos-de-León, O., Villegas-Mendoza, J. M., Mireles-Martínez, M., Barboza-Corona, J. E. & Castañeda-Ramírez, J. C. (2014). Correlation between Pr1 and Pr2 gene content and virulence in *Metarhizium anisopliae* strains. *Journal of Microbiology and Biotechnology*, 24(11), 1495-1502. <https://doi.org/10.4014/jmb.1404.04044>
- Samuels, R., Paula, A., Carolino, A., Gomes, S., Paula, C., Cypriano, M., Silva, L., Ribeiro, A., Bastos, J. & Peres, C. (2016). Entomopathogenic organisms: Conceptual advances and real-world applications for mosquito biological control. *Open Access Insect Physiology*, 25. <https://doi.org/10.2147/OAIP.S68850>
- Sanchis, V. y Bourguet, D. (2009). *Bacillus thuringiensis*: Applications in Agriculture and Insect Resistance Management - A Review. *En E. Lichtfouse, M. Navarrete, P. Debaeke, S. Véronique y C. Alberola* (Eds.), *Sustainable Agriculture*, 243-255. https://doi.org/10.1007/978-90-481-2666-8_16
- Santi, L., Beys da Silva, W. O., Berger, M., Guimarães, J. A., Schrank, A. & Vainstein, M. H. (2010). Conidial surface proteins of *Metarhizium anisopliae*: Source of activities related with toxic effects, host penetration and pathogenesis. *Toxicon*, 55(4), 874-880. <https://doi.org/10.1016/j.toxicon.2009.12.012>
- Schnepf, E., Crickmore, N., Rie, J. V., Lereclus, D., Baum, J., Feitelson, J., Zeigler, D. R. & Dean, D. H. (1998). *Bacillus thuringiensis* and Its Pesticidal Crystal Proteins. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 62(3), 775-806. <https://doi.org/10.1128/MMBR.62.3.775-806.1998>
- SENASA (2021). Lista de productos biológicos formulados registrados. <https://www.senasa.gob.pe/senasa/insumos-inocuidad-organica-semillas/>
- Sevim, A., Donzelli, B., Wu, D., Demirbag, Z., Gibson, D. & Turgeon, G. (2012). Hydrophobin genes of the entomopathogenic fungus, *Metarhizium brunneum*, are differentially expressed and corresponding mutants are decreased in virulence. *Current genetics*, 58, 79-92. <https://doi.org/10.1007/s00294-012-0366-6>
- Shang, Y., Chen, P., Chen, Y., Lu, Y. & Wang, C. (2015). MrSkn7 Controls Sporulation, Cell Wall Integrity, Autolysis, and Virulence in *Metarhizium robertsii*. *Eukaryotic Cell*, 14(4), 396-405. <https://doi.org/10.1128/EC.00266-14>

- Sharma, A., Srivastava, A., Shukla, A. K., Srivastava, K., Srivastava, A. K. & Saxena, A. K. (2020). Entomopathogenic Fungi: A Potential Source for Biological Control of Insect Pests. En M. K. Solanki, P. L. Kashyap y B. Kumari (Eds.), *Phytobiomes: Current Insights and Future Vistas*, 225-250. https://doi.org/10.1007/978-981-15-3151-4_9
- Skinner, M., Parker, B. L. & Kim, J. S. (2014). Chapter 10—Role of Entomopathogenic Fungi in Integrated Pest Management. En D. P. Abrol (Ed.), *Integrated Pest Management*, 169-191. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-398529-3.00011-7>
- Tanada, Y. & Kaya, H. K. (2012). *Insect Pathology*. Academic Press. <https://www.sciencedirect.com/book/9780123849847/insect-pathology>
- Téllez-Jurado, A., Cruz Ramírez, M. G., Mercado Flores, Y., Asaff Torres, A. & Arana-Cuenca, A. (2009). Mecanismos de acción y respuesta en la relación de hongos entomopatógenos e insectos. *Revista mexicana de micología*, 30, 73-80. https://www.researchgate.net/publication/237041725_Mecanismos_de_accion_y_respuesta_en_la_relacion_de_hongos_entomopatogenos_e_insectos
- Uchida, R., Imasato, R., Yamaguchi, Y., Masuma, R., Shiomi, K., Tomoda, H. & Ōmura, S. (2005). New Insecticidal Antibiotics, Hydroxyfungierins A and B, Produced by *Metarhizium* sp. FKI-1079. *The Journal of Antibiotics*, 58(12), 804-809. <https://doi.org/10.1038/ja.2005.107>
- Vachon, V., Laprade, R. & Schwartz, J.-L. (2012). Current models of the mode of action of *Bacillus thuringiensis* insecticidal crystal proteins: A critical review. *Journal of Invertebrate Pathology*, 111(1), 1-12. <https://doi.org/10.1016/j.jip.2012.05.001>
- Villarreal-Delgado, M. F., Villa-Rodríguez, E. D., Cira-Chávez, L. A., Estrada-Alvarado, M. I., Parra-Cota, F. I., Santos-Villalobos, S. de los, Villarreal-Delgado, M. F., Villa-Rodríguez, E. D., Cira-Chávez, L. A., Estrada-Alvarado, M. I., Parra-Cota, F. I. & Santos-Villalobos, S. de los. (2018). El género *Bacillus* como agente de control biológico y sus implicaciones en la bioseguridad agrícola. *Revista mexicana de fitopatología*, 36(1), 95-130. <https://doi.org/10.18781/r.mex.fit.1706-5>
- Wang, B., Kang, Q., Lu, Y., Bai, L. & Wang, C. (2012). Unveiling the biosynthetic puzzle of destruxins in *Metarhizium* species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(4), 1287-1292. <https://doi.org/10.1073/pnas.1115983109>
- Wang, C. & Leger, R. J. S. (2006). A collagenous protective coat enables *Metarhizium anisopliae* to evade insect immune responses. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(17), 6647-6652. <https://doi.org/10.1073/pnas.0601951103>
- Wang, C., Typas, M. A. & Butt, T. M. (2002). Detection and characterisation of pr1 virulent gene deficiencies in the insect pathogenic fungus *Metarhizium anisopliae*. *FEMS Microbiology Letters*, 213(2), 251-255. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6968.2002.tb11314.x>
- Wang, J., Chen, J., Hu, Y., Ying, S.-H. & Feng, M.-G. (2020). Roles of six Hsp70 genes in virulence, cell wall integrity, antioxidant activity and multiple stress tolerance of *Beauveria bassiana*. *Fungal Genetics and Biology*, 144, 103437. <https://doi.org/10.1016/j.fgb.2020.103437>
- Xie, T., Wang, Y., Yu, D., Zhang, Q., Zhang, T., Wang, Z. & Huang, B. (2019). MrSVP, a secreted virulence-associated protein, contributes to thermotolerance and virulence of the entomopathogenic fungus *Metarhizium robertsii*. *BMC Microbiology*, 19(1), 25. <https://doi.org/10.1186/s12866-019-1396-8>
- Xu, C., Wang, B.-C., Yu, Z. & Sun, M. (2014). Structural Insights into *Bacillus thuringiensis* Cry, Cyt and Parasporin Toxins. *Toxins*, 6(9), 2732-2770. <https://doi.org/10.3390/toxins6092732>
- Zhang, Y., Zhao, J., Fang, W., Zhang, J., Luo, Z., Zhang, M., Fan, Y. & Pei, Y. (2009). Mitogen-activated protein kinase hog1 in the entomopathogenic fungus *Beauveria bassiana* regulates environmental stress responses and virulence to insects. *Applied and Environmental Microbiology*, 75(11), 3787-3795. <https://doi.org/10.1128/AEM.01913-08>
- Zhou, G., Ying, S.-H., Hu, Y., Fang, X., Feng, M.-G. & Wang, J. (2018). Roles of Three HSF Domain-Containing Proteins in Mediating Heat-Shock Protein Genes and Sustaining Asexual Cycle, Stress Tolerance, and Virulence in *Beauveria bassiana*. *Frontiers in Microbiology*, 9. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.01677>
- Zhu, Y., Pan, J., Qiu, J. & Guan, X. (2008). Isolation and characterization of a chitinase gene from entomopathogenic fungus *Verticillium lecanii*. *Brazilian Journal of Microbiology*, 39(2), 314-320. <https://doi.org/10.1590/S1517-83822008000200022>