



Artículo de revisión

Situación actual de la viticultura en Costa Rica y las estrategias de manejo del mildiú veloso (*Plasmopara viticola*)

Daniel Castrillo-Sequeira, ¹Centro de Investigación en Estructuras Microscópicas. Vicerrectoría de Investigación. Universidad de Costa Rica. Ciudad de la Investigación, Finca 2. Sede Rodrigo Facio. Código Postal 2060; **Rodrigo Jiménez-Robles**, Consultoría Agronómica Jiménez y Quesada. S.A. San Marcos de Tarrazú, Costa Rica; ***Milagro Granados-Montero**¹. Estación Experimental Agrícola Fabio Baudrit Moreno. Escuela de Agronomía. Universidad de Costa Rica. 2 km oeste de la iglesia católica en Barrio San José, La Garita, Alajuela. Código Postal 2060.

***Autor de correspondencia:**
Milagro
Granados-Montero
maria.granadosmontero@ucr.ac.cr

Sección:
Edición periódica

Recibido:
18 Septiembre, 2023

Aceptado:
10 Diciembre, 2023

Publicado:
27 Diciembre, 2023

Cita:
Castrillo-Sequeira D, Jiménez-Robles R and Granados-Montero M. 2024. Situación actual de la viticultura en Costa Rica y las estrategias de manejo del mildiú veloso (*Plasmopara viticola*). Revista Mexicana de Fitopatología 42(1): 7. <https://doi.org/10.18781/R.MEX.FIT.2309-3>



RESUMEN

La viticultura es una de las actividades agrícolas de mayor antigüedad, y su explotación tradicionalmente se ha limitado a zonas de clima templado, de donde la vid (*Vitis vinifera*) y el vino son originarios. Ante los efectos del cambio climático, cada vez más áreas pierden capacidad para el desarrollo de este cultivo, y los trópicos se presentan como regiones potenciales para este mercado. En Costa Rica, la actividad vitícola se ha reportado desde mediados del siglo XX, sin embargo, la información técnica sobre el cultivo es escasa. El mildiú veloso, causado por el oomicete *Plasmopara viticola*, representa una de las enfermedades de mayor impacto económico para la viticultura a nivel global, así como el problema fitosanitario más limitante en Costa Rica. En condiciones de alta humedad, el desarrollo del patógeno es acelerado, y el hospedante se mantiene susceptible durante todo el ciclo de cultivo, lo cual dificulta el manejo adecuado de las epidemias. Globalmente, el combate químico es la estrategia de manejo más común; sin embargo, la aparición de poblaciones de *P. viticola* con resistencia a fungicidas se ha observado en la mayoría de las zonas productoras, por lo que la búsqueda de alternativas más ecológicas constituye una necesidad. En la actualidad, Costa Rica no cuenta con estrategias de manejo integrado que permitan la producción sostenible, y solo existe un producto registrado para la protección contra este patógeno. Esta situación justifica prestar mayor atención al estudio de este patosistema.

Palabras clave: *Vitis vinifera*, viticultura tropical, oomicete, manejo de enfermedades.

INTRODUCCIÓN

Vitis vinifera es la especie de vid de mayor importancia económica para la viticultura a nivel mundial, y la única extensivamente utilizada en la producción de vino (This *et al.*, 2006; Sargolzaei *et al.*, 2021). En la actualidad, el mercado vitícola mundial genera alrededor de USD \$34 billones (Sacchi, 2021). Para el 2018, la extensión global aproximada fue de 7,4 millones de hectáreas, con una productividad estimada de 77,8 millones de toneladas; del total, el 57 % fue destinado a la viticultura, el 36 % para consumo fresco, y el 7 % para pasas (Organización Internacional de la Viña y el Vino [OIV], 2019). Aunque existen más de 10000 variedades, solo 33 cubren más del 50 % del área cultivada total (OIV, 2017).

Ante las variaciones en los regímenes hídricos y de temperatura, por efecto del cambio climático, Lallanilla (2013) y Santos *et al.* (2020a) advierten que la distribución geográfica de la viticultura se transformará en los próximos 50 años. Pese a la plasticidad que exhibe *V. vinifera* en la aclimatación a diversas condiciones ambientales, algunas áreas que se consideran aptas para el cultivo podrían perder la capacidad, lo que dificultaría el establecimiento y mantenimiento de los viñedos (This *et al.*, 2006; Jacinto *et al.*, 2023).

Según exponen Mozell y Thach (2014), es posible que este panorama provoque una migración de la actividad vitícola en Norteamérica, Europa y Sudamérica, hacia regiones más altas y frías, y una disminución en Australia y Sudáfrica, como consecuencia de las altas temperaturas; en contraste, China destaca como el único país con potencial crecimiento en esta industria. Esta proyección representa un desafío para la viticultura, puesto que algunos criterios de calidad del vino están asociados a características determinadas por la región de la cual procede (Mackenzie y Christy, 2005; Moriondo *et al.*, 2013).

Vitis vinifera fue introducida a América Latina durante el siglo XVI (Camargo *et al.*, 2008), y la viticultura se ha documentado desde hace más de 60 años en países tropicales. Sin embargo, la producción en los trópicos se ha caracterizado por ser de menor calidad para la vinificación, pues la adaptación de las variedades de clima templado en condiciones tropicales es difícil, lo que afecta el desarrollo del cultivo (Carbonneau, 2011; Camargo *et al.*, 2012; Commins *et al.*, 2012; Hannah *et al.*, 2013). Las principales causas de estas alteraciones son:

- a) en zonas tropicales, las yemas no presentan dormancia, y con suficiente agua y nutrientes, la vid crece ininterrumpidamente, lo cual causa un vigor excesivo, pobre lignificación, heterogeneidad en la brotación y rendimientos irregulares entre ciclos (Tonietto y Pereira, 2011; Ashenfelter y Storckmann, 2014; Demir, 2014; Khalil-Ur-Rehman *et al.*, 2017);
- b) las altas temperaturas durante todo el ciclo vegetativo aceleran el crecimiento y adelantan los eventos fenológicos, aparte de reducir la fertilidad de las yemas para el ciclo siguiente (Carbonneau, 2011; Demir, 2014; Leão *et al.*, 2016);

- c) las altas temperaturas durante la maduración de las uvas provocan que estas presenten un mayor contenido de azúcares, menor acidez, y un metabolismo de fenoles incompleto (Tonietto y Pereira, 2011; Hickey *et al.*, 2018; Costa *et al.*, 2019; Fonseca *et al.*, 2023);
- d) el excesivo crecimiento vegetativo favorece la susceptibilidad al ataque de patógenos, y la alta temperatura y humedad son propicias para el progreso de enfermedades como el mildiú vellosa (Camargo *et al.*, 2012; Nascimento-Gavioli, *et al.*, 2020), lo que exige una adecuada selección de la época y sistema de siembra, basados en las condiciones climáticas del sitio (de Bem *et al.*, 2016).

Estos efectos latitudinales sobre el desarrollo de la vid limitan la productividad de los viñedos tropicales (Ashenfelter y Storchmann, 2014), y la tecnificación de los sistemas de producción requerida para producir uvas de alta calidad es costosa (Tonietto y Pereira, 2011; Camargo *et al.*, 2012). No obstante, el interés en la viticultura tropical ha crecido recientemente, pues ante la ausencia de un periodo de descanso, las plantas crecen de forma continua, de manera que, con variedades adaptadas, sumado a un correcto manejo de la arquitectura del dosel, podas e irrigación, pueden obtenerse dos o más ciclos por año (Camargo, 2005; Mosedale *et al.*, 2016; Nassur *et al.*, 2017).

Las alteraciones en la temperatura y precipitación también constituyen factores determinantes en los patrones de distribución de las enfermedades de diversos cultivos, así como repercusiones en la eficacia de los genes de resistencia a estos patógenos (Garrett *et al.*, 2006; Tylianakis *et al.*, 2008). En este sentido, Leis *et al.* (2018) indican que, en Europa, la viticultura podría verse amenazada por un incremento en la presión de enfermedades, entre las cuales el mildiú vellosa, causado por el oomicete *Plasmopara viticola*, se proyecta con un aumento de 5 a 20 % en el potencial de infección (Bregaglio *et al.*, 2013). Esta enfermedad constituye uno de los problemas fitosanitarios de mayor importancia económica en la viticultura, por lo tanto, resulta necesario contar con alternativas efectivas para enfrentar futuras dinámicas de las epidemias en diversos escenarios.

Cultivo de la vid en Costa Rica

En 1945, el Dr. Joseph L. Fennell manifestó su interés por desarrollar híbridos para vino y uva fresca, a partir de cruces entre especies silvestres provenientes de bosques tropicales y variedades importadas, que pudieran adaptarse a los climas cálidos y húmedos, y, eventualmente, cultivarse a gran escala (Fennell, 1945; Cruz, 1948). Sin embargo, fue hasta inicios de 1970s que se establecieron las primeras plantaciones comerciales de variedades europeas en Costa Rica, localizadas en Playa Panamá, Guanacaste, aunque la susceptibilidad de estas variedades a la

enfermedad de Pierce (*Xylella fastidiosa*), así como la ausencia de información técnica, afectaron la evolución del proyecto (Sheng-Pin, 1988).

En 1985, un programa cooperativo entre el Ministerio de Agricultura y Ganadería (MAG), el Instituto Nacional de Aprendizaje (INA), el Instituto de Desarrollo Agrario (IDA) y la Misión Técnica Agrícola de la República de China, convinieron en evaluar más de 75 variedades importadas de vid, para seleccionar las que mejor se adaptaran al clima tropical (Sheng-Pin, 1988). En el camino hacia el establecimiento del cultivar Ruby Seedless como el más promisorio en ese momento, el programa también facilitó la investigación, divulgación, capacitación y asistencia técnica, con lo cual se generó material informativo sobre el manejo agronómico de la vid en Costa Rica (Lizano-Sáenz, 1992).

Tras la fundación de la Asociación de Productores de Uva de Costa Rica, en 1997, los materiales vegetales se probaron en otras zonas de Costa Rica durante varios años, hasta que, en el 2006, la Misión Técnica Agrícola de la República de China se fue del país. Después de ese momento, varios productores se retiraron de la actividad e incluso vendieron sus fincas (Cordero-Pérez, 2022). Actualmente, el cultivo de la vid en Costa Rica se ha registrado en cinco provincias: Alajuela, Cartago, Guanacaste, Puntarenas y San José (Cruz, 1948; Sheng-Pin, 1988; Pymes, El Financiero, 2015; Barquero, 2016; Fernández, 2016); no obstante, la actividad vitícola actual no es significativa, y la Encuesta Nacional Agropecuaria 2021 (INEC, 2022) no reporta datos de área ni variedades de vid sembradas en el país.

Pese a la ausencia de datos oficiales sobre el estado actual del cultivo, hay registros de al menos nueve productores, ubicados en los cantones de La Garita (Alajuela), Carrillo (Guanacaste), Acosta, Curridabat, Pérez Zeledón, Puriscal y Santa María de Dota (San José) (Figura 1). De estas plantaciones, solo las ubicadas en La Garita y Santa María de Dota tienen una extensión superior a 2 ha. Esta última se localiza a más de 2000 m.s.n.m., la de mayor altitud y extensión en el país, con más de 10 ha cultivadas con distintas variedades de clima templado, para la producción y exportación de vino. Los demás viñedos se encuentran en zonas de clima cálido, a una altitud igual o menor a 1000 m.s.n.m.; esta condición permite que puedan obtener dos o más cosechas por año.

A nivel comercial, los viñedos en Acosta, La Garita y Santa María de Dota elaboran y tienen marcas de vino registradas. Por su parte, la plantación ubicada en Curridabat funciona como un laboratorio destinado a la mejora de variedades que puedan adaptarse al clima tropical. Las otras plantaciones representan una actividad secundaria para los productores, quienes venden las uvas para consumo fresco y, ocasionalmente, producen vino de manera artesanal.

Si bien estos antecedentes sugieren que existen posibilidades de explotar la viticultura en distintas áreas del país, la carencia de información sobre este cultivo limita la búsqueda de nuevas zonas con potencial para la actividad. Adicionalmente,



Figura 1. Ubicación de las principales plantaciones de vid en Costa Rica.

las alternativas para el manejo químico de las enfermedades son escasas, puesto que, de acuerdo con la base de datos del Servicio Fitosanitario del Estado (SFE, 2023), al momento, solo dos fungicidas están registrados para uso en la vid: miclobutanil (triazol) y mancozeb (ditiocarbamato). De estos, solo el último está registrado para combatir el mildiú veloso. Esta situación restringe la rentabilidad de los viñedos y la proyección de las pequeñas empresas para insertarse en la cadena comercial.

En Costa Rica, todos los viticultores afirman que, bajo condiciones de alta humedad relativa y precipitación, aparecen enfermedades que afectan sus viñedos, entre las cuales, el mildiú veloso es la más común; sin embargo, ninguno ha estimado las pérdidas provocadas. Otras patologías indicadas, que afectan en menor grado, son la enfermedad de Pierce (*Xylella fastidiosa*), la roya (*Phakopsora euvtitis*) y el mildiú polvoso (*Erysiphe necator*), aunque este último solo se presenta en las plantaciones de clima cálido; asimismo, reportan daños por plagas como el barrenador de raíz (*Vitacea polistiformis*), gallina ciega (*Phyllophaga* spp.) y la mosca de la fruta (*Ceratitis capitata*).

Mildiú veloso de la vid

En el mundo, la mayor parte del área cultivada para la viticultura corresponde a variedades de origen europeo (*V. vinifera*), pues los rendimientos son mayores y la calidad se considera superior (Sun *et al.*, 2011; OIV, 2017; Teissedre, 2018). No obstante, las variedades de *V. vinifera* son altamente susceptibles a enfermedades, entre ellas, el mildiú veloso, razón por la cual representa una amenaza constante en las regiones productoras (Gessler *et al.*, 2011; Yu *et al.*, 2012; Wilcox *et al.*, 2015; Ash, 2017).

El agente causal del mildiú veloso, *P. viticola*, es un parásito biotrófico obligado (Göker *et al.*, 2007). La clasificación taxonómica lo ubica dentro del reino Chromista, filo Oomycota, clase Peronosporae, orden Peronosporales y familia Peronosporaceae (Index Fungorum, 2023). Aunque no es un hongo verdadero, ecológica y epidemiológicamente posee un comportamiento similar (Kassemeyer *et al.*, 2015). Este organismo es patogénico para al menos 28 especies de *Vitis*, de las cuales *V. vinifera* y *V. labrusca* son los hospederos principales (Rouxel *et al.*, 2014; CABI, 2021).

Plasmopara viticola es originario de América del Norte, en donde las variedades silvestres y cultivadas de origen americano (*V. labrusca*) muestran distintos grados de resistencia a la infección, producto de un mayor periodo de coevolución con el patógeno (Bitsadze *et al.*, 2014; Boso *et al.*, 2014). A través de la importación de patrones con resistencia a la filoxera (*Daktulosphaira vitifoliae*), provenientes de Estados Unidos, *P. viticola* fue introducido al suroeste de Francia a finales de 1870s, y a partir de allí se diseminó al resto del continente, causando pérdidas significativas en los rendimientos, que se extendieron durante la primera mitad del siglo XX (Gessler *et al.*, 2011; Fontaine *et al.*, 2021; Koledenkova *et al.*, 2022).

El mildiú veloso es altamente destructivo en zonas cálidas con alta precipitación, ya que la humedad es el factor responsable de las epidemias (Kennelly *et al.*, 2007; Caffi *et al.*, 2013; Koledenkova *et al.*, 2022). Cuando las condiciones climáticas son favorables, y el manejo agronómico es inadecuado, esta enfermedad puede provocar pérdidas de hasta un 100 % en la producción (Ash, 2017; Buonassisi *et al.*, 2017). Aparte de parasitar a la planta durante todo el ciclo vegetativo, cuando la infección es severa, ocurre defoliación; en consecuencia, las uvas pierden valor comercial y nutricional (Jermini *et al.*, 2010; Taylor, 2021). Debido a una baja acumulación de carbohidratos de reserva, la defoliación también provoca pérdidas en los rendimientos de los ciclos siguientes (Matasci *et al.*, 2008; Jackson, 2022).

En regiones templadas, al inicio de la primavera, cuando las temperaturas exceden los 10 °C, la humedad relativa es mayor al 95 %, y la frecuencia de las lluvias aumenta, las oosporas, que son estructuras sexuales de sobrevivencia permanecen en el suelo y la hojarasca, germinan si una lámina de agua permanece por 24 h

(CABI, 2021). A través de un tubo germinativo, se forma un macrosporangio, el cual contiene zoosporas biflageladas; estas, dispersadas por el agua de lluvia y el viento, penetran el tejido vegetal vivo, colonizan, infectan y se reproducen asexualmente, lo cual da origen a un ciclo de infección secundario (Yin *et al.*, 2017). Este ciclo puede completarse en cinco días (Figura 2), dependiendo de las condiciones climáticas y la susceptibilidad del hospedero (Agrios, 2005; Kortekamp, 2005).

En enfermedades policíclicas como el mildiú veloso, tanto las oosporas como las zoosporas participan en el origen de nuevas infecciones; las primeras actúan como inóculo primario, mientras que, las segundas representan el inóculo secundario (Carisse, 2016; Maddalena *et al.*, 2021; Massi *et al.*, 2022). En el pasado se creía que solo el inóculo secundario contribuía al progreso de las epidemias, sin embargo, la evidencia indica que las oosporas mantienen su capacidad de germinar y causar infecciones por hasta tres meses (Vercesi *et al.*, 2010; Gessler *et al.*, 2011; Rossi *et al.*, 2013).

Las zoosporas son liberadas del esporangio cuando la humedad en el ambiente es alta, y se mantienen activas por algunas horas; puesto que no poseen pared

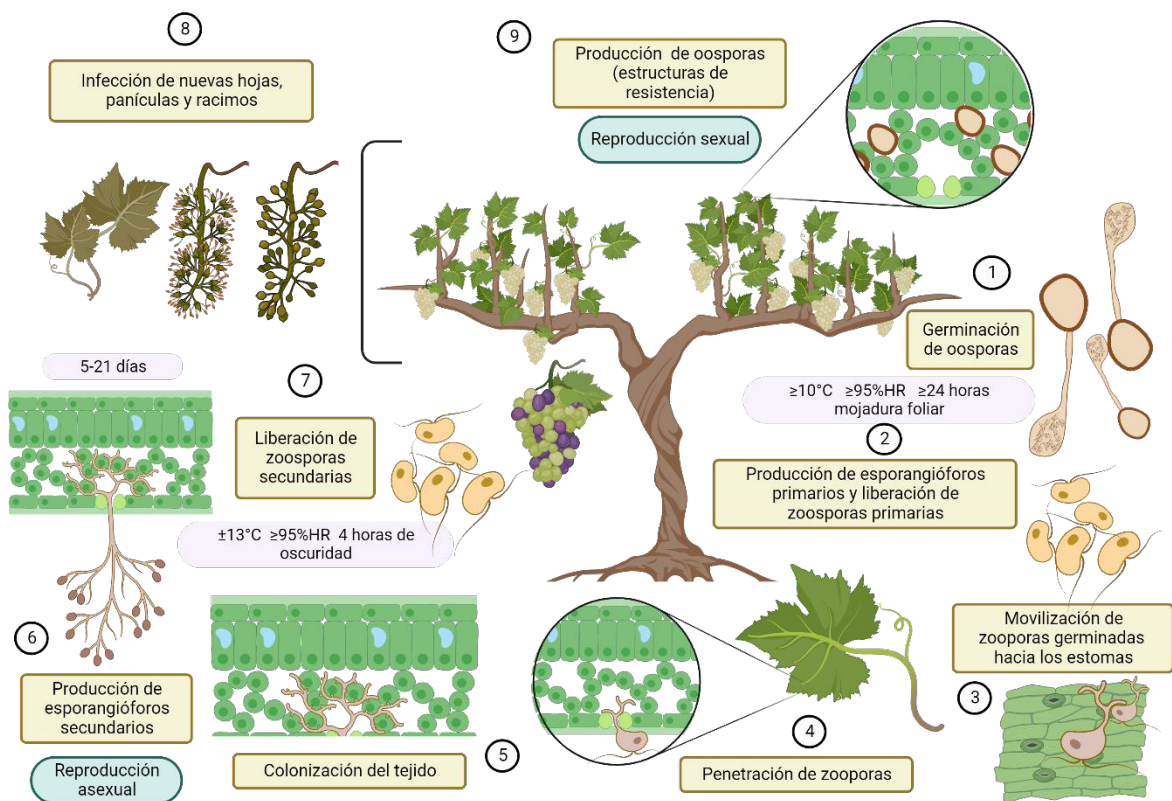


Figura 2. Ciclo de vida del oomicete *Plasmopara viticola* en la vid (*Vitis vinifera*).

celular, su sobrevivencia está determinada por la presencia de agua libre (Massi *et al.*, 2022). Luego de llegar a tejido susceptible, estas células nadan en la lámina de agua sobre las hojas hasta los estomas, donde se enquistan, germinan y penetran a través de ellos, mediante la acción de enzimas degradadoras de la pared celular de la planta. En la cavidad sub-estomatal forman una vesícula, a partir de la cual las hifas se ramifican y colonizan las células del mesófilo para producir haustorios (Fröbel y Zyprian, 2019). Esta estructura se encarga de absorber los nutrientes de las células. Kassemeyer *et al.* (2015) indican que la esporulación ocurre bajo temperaturas mayores a 13 °C, humedad relativa de 95 % y al menos 4 h de oscuridad, con lo que finaliza el periodo latente de la enfermedad.

El periodo de incubación también es influenciado por la temperatura; en promedio, la aparición de síntomas tarda de 7 a 10 días después del inicio de la infección, pero puede extenderse hasta 21 días (Ash, 2017). Además, este evento varía según el órgano de la planta infectado y la resistencia ontogénica expresada (Steimetz *et al.*, 2012; Rossi *et al.*, 2013; Buonassisi *et al.*, 2017). Este periodo es más corto entre los 20-25 °C y en hojas nuevas, y más largo a temperaturas menores a 12 °C y en hojas viejas (CABI, 2021).

Las infecciones de mildiú veloso ocurren en todos los tejidos fotosintéticos de la planta (Bitsadze *et al.*, 2014; Fröbel *et al.*, 2019). Los síntomas iniciales aparecen en el haz de las hojas nuevas como círculos cloróticos de aspecto grasiento, los cuales se tornan de color café conforme las lesiones envejecen (Figura 3A). Por otro lado, en las hojas viejas, las venas delimitan estas lesiones, formando pequeñas manchas angulares que crecen y coalescen hasta cubrir todo el tejido (Rossi *et al.*, 2013; Taylor, 2021).

En los zarcillos, peciolos e inflorescencias, las infecciones causan engrosamiento y enrollamiento de los tejidos, tras lo que se presenta necrosis (Kassemeyer *et al.*, 2015). Asimismo, Koledenkova *et al.* (2022) mencionan que, en brotes y racimos jóvenes, el volumen de micelio intercelular provoca una deformación y hundimiento de los tejidos, los cuales se necrosan con rapidez. Los racimos jóvenes son altamente susceptibles a la infección, pero, conforme se desarrollan, la resistencia a la enfermedad aumenta, debido a que las lenticelas en el epicarpio bloquean la penetración de las hifas (Carisse, 2016). No obstante, en racimos maduros, el pedicelo permanece susceptible y las uvas pueden infectarse desde allí (Gindro *et al.*, 2022).

Los esporangióforos son de color blanco, y se producen en el envés de las hojas, alrededor de las lesiones, y sobre los demás tejidos infectados (Figura 3B y 3C). Después de la esporulación, la proporción de tejido necrótico aumenta y, eventualmente, ocurre la abscisión de los órganos afectados y la defoliación total de la planta (Taylor, 2021; Jackson, 2022).



Figure 3. Síntomas y signos característicos del mildiú veloso de la vid (*Vitis vinifera*) causado por el oomicete *Plasmopara viticola*. **A.** Clorosis y necrosis foliar. **B.** Esporulación en el envés de hojas con lesiones necróticas. **C.** Esporulación en frutos jóvenes. **D.** Necrosis foliar y pobre llenado de frutos.

Manejo del mildiú veloso

Tradicionalmente, el manejo del mildiú veloso (Figura 4) implementa prácticas agrícolas preventivas como las podas y el uso de tutores, con el propósito de promover la aireación y la reducción de la humedad en el dosel, y de esta forma, evitar la producción de infecciones secundarias (Agrios, 2005; Gessler *et al.*, 2011). A finales del siglo XIX, en Burdeos, Francia, se observó un retraso en la aparición de

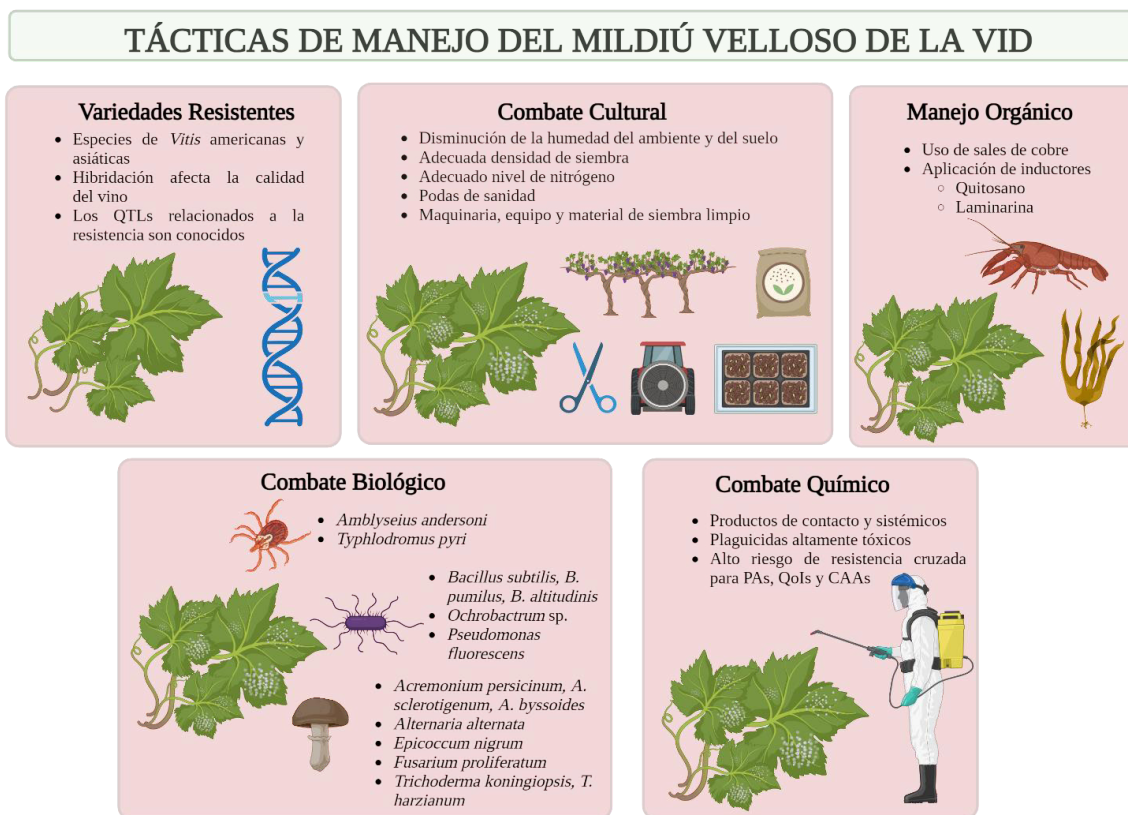


Figure 4. Tácticas (ventajas y desventajas) documentadas para el manejo del mildiú vellosa de la vid (*Vitis vinifera*), causado por el oomicete *Plasmopara viticola*.

síntomas al fumigar los viñedos con un compuesto elaborado a partir de sulfato de cobre e hidróxido de calcio. La mezcla se popularizó en otras regiones vitícolas del mundo, debido a la fuerte adherencia y persistencia en las plantas, con el nombre de “caldo bordelés”. Desde entonces, las sales de cobre son utilizadas para prevenir infecciones secundarias en los programas de aplicaciones químicas, con variaciones en la composición, dosis e intervalos de aplicación, según la presión de inóculo presente (Lamichhane *et al.*, 2018; Massi *et al.*, 2021).

Ante la escasez de cobre para la agricultura durante la Segunda Guerra Mundial, surgió la necesidad de encontrar nuevas sustancias para el combate del mildiú vellosa (Lamberth, 2019). En la década de 1970s, se crearon moléculas para el control de *P. viticola*, con la capacidad de actuar sobre este organismo por más días, resistir el lavado por la lluvia, ya que podían ser absorbidas y translocadas por la planta, y curar infecciones en desarrollo (Massi *et al.*, 2021). En la actualidad, estos fungicidas, denominados “sistémicos”, se aplican en todo el mundo, en una

gran variedad de cultivos; no obstante, en la mayoría de las regiones vitícolas, se han descubierto poblaciones de *P. viticola* resistentes a diversos grupos de fungicidas, cuya resistencia apareció tan pronto como estos productos empezaron a usarse (Wicks *et al.*, 2005; Baudoin *et al.*, 2008; Furuya *et al.*, 2010; Lucas *et al.*, 2015; Hall *et al.*, 2017; Zhang *et al.*, 2017; Toffolatti *et al.*, 2018b; Campbell *et al.*, 2020; Ghule *et al.*, 2020; Santos *et al.*, 2020b; Campbell *et al.*, 2021; Massi *et al.*, 2021).

A la fecha, existen 12 grupos de fungicidas disponibles para el control de oomicetes fitopatógenos (Cuadro 1), sin embargo para tres de los más ampliamente utilizados: fenilamidas (PAs), inhibidores externos de la quinona (QoIs) y amidas de ácidos carboxílicos (CAAs), se han reportado más casos de resistencia por parte de *P. viticola* y de otros mildiús vellosos (Gisi y Sierotzki, 2015). Las malas prácticas asociadas a la repetida aplicación de estos fungicidas aceleran este fenómeno,

Cuadro 1. Lista de ingredientes activos disponibles para el control de oomicetes, divididos según el modo de acción FRAC y grupo químico, modificada de Hollomon (2015).

Modo de acción FRAC	Nombre del grupo	Grupo químico	Nombre común (ingrediente activo)
Metabolismo de ácidos nucleicos	PAs (Fenilamidas)	Acilalaninas	Metalaxil, Mefenoxam, Benalaxil, Kiralaxil
		Oxazolidinonas	Oxadixil
Desconocido	Oximas de cianoacetamida	Oximas de cianoacetamida	Cymoxanil
Citoesqueleto/ proteínas motoras	Benzamidas	Piridinilmetil-benzamidas Toluamidas	Fluopicolida Zoxamida
	Tiazol carboxamida	Etilamino-tiazol carboxamida	Etaboxam
Biosíntesis de pared celular	CAAs (Amidas de ácidos carboxílicos)	Amidas de ácido cinámico Amidas de ácido mandélico Carbamatos de valinamida	Dimetomorf, Flumorf Mandipropamida Iprovalicarb, Bentiavalicarb
		QoIs (Inhibidores externos de la quinona)	Oxazolidin-dionas Imidazolinonas Metoxiacrilatos (estrobilurinas)
Respiración	QoIs (Inhibidores internos de la quinona)	Ciano-imidazoles Sulfamoil-triazoles 2,6- dinitroanilinas	Ciazofamida Amisulbrom Fluazinam
	QoSIs (enlace tipo estigmetalina)	Triazolo-primidilamina	Ametoctradina
Multisitio	Ditiocarbamatos Cloronitrilos/Ftalonitrilos Inorgánicos	Ditiocarbamatos Cloronitrilos Inorgánicos	Mancozeb Clorotalonil Cobre (sales)
	Fosfonatos	Etil fosfonatos	Fosetil-Al

y conducen a la pérdida de eficacia de los productos comerciales. Esta situación no solo dificulta la disminución progresiva de poblaciones resistentes, sino que también impide mitigar el avance de la enfermedad una vez presente (Hollomon, 2015).

Además del costo económico que implica el combate del mildiú veloso, estimado por Taylor y Cook (2018) en USD \$5 millones al año, la resistencia a los fungicidas ocasiona que la cantidad de productos efectivos para manejar esta enfermedad sea cada vez menor. *Plasmopara viticola* es descrito como un organismo cuyo riesgo para desarrollar resistencia es alto, debido a la alta tasa de reproducción asexual y sexual, así como el comportamiento policíclico de las epidemias (Toffolatti *et al.*, 2011; Fungicide Resistance Action Committee [FRAC], 2019). El riesgo de resistencia es mayor para los fungicidas que actúan sobre un único sitio bioquímico (Gisi y Sierotzki, 2008; Massi *et al.*, 2021); no obstante, múltiples aplicaciones con estos productos son realizadas cada año, pese a que algunos estudios concluyen que el control curativo no es eficaz para contener el progreso de las epidemias de mildiú veloso (Hollomon, 2015; Massi *et al.*, 2021; Poeydebat *et al.*, 2022).

Una estrategia recomendada para el manejo de la resistencia consiste en la diversificación de compuestos con distintos modos de acción en las aplicaciones. Es aconsejable que los fungicidas de acción sistémica sean combinados con aquellos que actúan a nivel multisitio, y de esta forma, reducir la selección de poblaciones resistentes a la molécula de mayor riesgo (Brent y Hollomon, 2007; van den Bosch, 2014; Kassemeyer *et al.*, 2015; Elderfield *et al.*, 2018). Sumado a esto, el uso de mezclas de fungicidas propicia la acción sinérgica potencial entre las moléculas, lo cual promueve un efecto residual más prolongado (Gisi, 1996; van de Bosch, 2014).

El daño relativo que representa esta enfermedad sobre la viticultura supera el provocado por otros mildiús velosos en sus respectivos hospederos (Gisi y Sierotzki, 2008). Esto genera que el combate químico sea la práctica de manejo más utilizada en el mundo para asegurar rendimientos óptimos (Toffolatti *et al.*, 2018a; Massi *et al.*, 2021), situación que posiciona la viticultura como una de las actividades agrícolas con mayor consumo de plaguicidas; solo en Europa, más del 70 % del mercado de los fungicidas es destinado a este cultivo (Muthmann y Nadin, 2007; Sargolzaei *et al.*, 2020; Wingerter *et al.*, 2021). Este panorama sustenta la discusión en torno al impacto negativo de los plaguicidas en la salud y el ambiente, de modo que las prácticas modernas deben incluir alternativas de manejo más sostenibles (Romanazzi *et al.*, 2016; Yu *et al.*, 2022).

Con el objetivo de reducir la carga química en los sistemas convencionales, han surgido otros enfoques para el manejo integrado de esta enfermedad, en los que se ha dado mayor importancia a la resistencia innata de especies silvestres de *Vitis* americanas (*V. labrusca*, *V. rotundifolia*, *V. rupestris*, *V. riparia* y *V. cinerea*) y

asiáticas (*V. amurensis*, *V. piasezkii* y *V. coignetiae*), las cuales exhiben resistencia parcial o total a la enfermedad, conferida por múltiples genes de resistencia (R) (Merdinoglu *et al.*, 2018; Koledenkova *et al.*, 2022). Si bien estas variedades no son cultivadas para el mercado vinícola, la existencia de este germoplasma significa un recurso valioso para los programas de mejoramiento orientados a generar materiales con resistencia al mildiú veloso y otros factores de estrés biótico y abiótico (Moreira *et al.*, 2011; Yu *et al.*, 2012; Toffolatti *et al.*, 2016; Buonassisi *et al.*, 2017).

El desarrollo de variedades con resistencia genética es la alternativa más sostenible para combatir las enfermedades de la vid y disminuir el uso de plaguicidas (Mundt, 2014; Zini *et al.*, 2019; Fröbel *et al.*, 2019), pero las técnicas de mejoramiento convencional son costosas, y la observación de los resultados puede tardar hasta 30 años (Eibach y Töpfer, 2015; Sargolzaei *et al.*, 2020).

La necesidad de introducir los genes R de las especies silvestres en las variedades cultivadas susceptibles ha generado que, desde principios del siglo XX, se hayan desarrollado y registrado miles de híbridos con mayor resistencia a la enfermedad (Pacífico *et al.*, 2013). Sin embargo, durante la hibridación, los parentales silvestres segregan caracteres que modifican las propiedades químicas de las uvas, lo que se traduce en vino de baja calidad. Por esta razón, la mayoría de estos híbridos han sido descartados del mercado (Eibach y Töpfer, 2015; Pertot *et al.*, 2017; Toffolatti *et al.*, 2018a; Foria *et al.*, 2022).

Para superar las dificultades asociadas a la duración del mejoramiento convencional y al valor vinícola de los híbridos, el uso de marcadores moleculares ha permitido detectar los principales QTLs (locus de rasgo cuantitativo) de especies silvestres asociados a los distintos grados de resistencia al mildiú veloso, lo cual facilita la evaluación de los genotipos que albergan los genes R (Zyprian *et al.*, 2016; Merdinolgu *et al.*, 2018; Sargolzaei *et al.*, 2020). A través del mapeo de los QTLs que intervienen en mayor y menor medida a la resistencia, se pueden encontrar asociaciones significativas entre los marcadores moleculares y los fenotipos resistentes a esta enfermedad (Divilov *et al.*, 2018; Possamai y Wiedemann-Merdinoglu, 2022). Este conocimiento constituye la base para la selección asistida por marcadores, mediante la cual se ha reducido considerablemente el proceso de mejoramiento, ya que se pueden identificar, desde el estado de plántula, las variedades candidatas que combinan no solo diversos factores de resistencia, sino también características agronómicas importantes como la calidad y el rendimiento (Fischer *et al.*, 2004; Eibach y Töpfer, 2015; Merdinolgu *et al.*, 2018; Fu *et al.*, 2020).

Las prácticas agronómicas actuales para el manejo integrado de esta enfermedad consideran la relación entre las variables climáticas y el progreso de las epidemias, con el propósito de identificar el inicio de las infecciones primarias y otros momentos críticos para los cuales es necesario realizar aplicaciones (Caffi *et al.*,

2011; Gessler *et al.*, 2011). A través del registro de la temperatura, humedad relativa, precipitación y mojadura foliar, se pueden crear modelos de pronóstico de estas epidemias. Estas predicciones son integradas a sistemas de alerta para asistir en la toma de decisiones durante los momentos de mayor susceptibilidad, cuyo fin consiste en optimizar al máximo el efecto de las aplicaciones (Madden *et al.*, 2000; Dalla Marta *et al.*, 2005; Rossi *et al.*, 2013; Brischetto *et al.*, 2021).

Con relación a las estrategias de manejo cultural, es conveniente controlar la humedad tanto a nivel de suelo como de dosel (Thind *et al.*, 2004; Mian *et al.*, 2021), emplear maquinaria y material vegetativo limpio, sembrar a una densidad óptima, y mantener el nivel de nitrógeno equilibrado (Taylor, 2021). En sistemas agroecológicos y orgánicos, como alternativa al cobre, se utilizan inductores para promover la activación del sistema de defensa de la planta, previo a los eventos de infección. La aplicación preventiva de estas sustancias contribuye a disminuir el uso de fungicidas, puesto que toma ventaja de la inducción temprana de las respuestas de resistencia (Guerreiro *et al.*, 2016; Jacquens *et al.*, 2022).

Entre los inductores más estudiados, se ha demostrado que el quitosano, aplicado de forma preventiva, reduce la severidad en hojas de vid a nivel de invernadero (Aziz *et al.*, 2006; Llamazares De Miguel *et al.*, 2022) y campo (Vitalini *et al.*, 2020; Taibi *et al.*, 2022; Mian *et al.*, 2023), a través de un aumento en la acumulación de ácido salicílico y fitoalexinas en los tejidos, así como una sobreexpresión de genes para la síntesis de proteínas relacionadas a la patogénesis (PR) (Aziz *et al.*, 2006; Inchaya *et al.*, 2013; Mian *et al.*, 2023). Por otro lado, Romanazzi *et al.* (2021) y Vitalini *et al.* (2020) determinaron que distintas formulaciones individuales de quitosano, o en mezcla con cobre, permiten reducir la incidencia y severidad en hojas y racimos, ante baja y alta presión de la enfermedad en viñedos comerciales.

Efectos similares al quitosano han sido reportados al utilizar laminarina, un glucano derivado del alga *Laminaria digitata*. La aplicación de esta sustancia promueve la expresión de genes de defensa y proteínas PR (Aziz *et al.*, 2003; Gauthier *et al.*, 2014). Asimismo, su eficacia para el control del mildiú veloso en invernadero y campo ha sido comprobada, en aplicaciones individuales o combinadas con cobre (Paris *et al.*, 2016; Romanazzi *et al.*, 2016; Taibi *et al.*, 2023).

La inducción de estos mecanismos de resistencia también se ha encontrado al utilizar ácido β -aminobutírico (BABA), cuyo efecto sobre la enfermedad se ha observado en ambientes controlados (Hamiduzzaman *et al.*, 2005; Slaughter *et al.*, 2008; Dagostin *et al.*, 2011) y a nivel de campo (Reuveni *et al.*, 2001), y el benzo-tiadiazol (BTH), compuesto sintético análogo al ácido salicílico, el cual favorece la síntesis de fitoalexinas (Dufour *et al.*, 2012; Burdziej *et al.*, 2021) y permite reducir la incidencia y severidad de la enfermedad en condición de invernadero (Dagostin *et al.*, 2006; Perazzolli *et al.*, 2008; Harm *et al.*, 2011). Sin embargo, solo el BTH existe como producto comercial (Bion® 50 WG, Syngenta).

La acción de hongos endófitos como potenciales biocontroladores también ha tomado mayor importancia. Se han identificado individuos de *Acremonium* sp., *A. persicinum*, *A. sclerotogenum*, *A. byssoides* y *Alternaria alternata*, cuyos metabolitos en condición *in vitro* muestran actividad anti-germinativa sobre los esporangios de *P. viticola* (Assante *et al.*, 2005; Musetti *et al.*, 2006; Arnone *et al.*, 2008; Lo Piccolo *et al.*, 2015). Por otro lado, a través de mecanismos como hiperparasitismo y lisis enzimática, *Epicoccum nigrum* y *Fusarium proliferatum*, respectivamente, han exhibido control sobre *P. viticola* a nivel *in vitro* (Bakshi *et al.*, 2001; Kortekamp, 1997; Shen *et al.*, 2017).

De igual manera, cepas de bacterias endófitas como *Bacillus subtilis*, *B. pumilus*, *B. altitudinis*, *Ochrobactrum* sp. y *Pseudomonas fluorescens* han resultado efectivas para reducir el impacto del mildiú veloso en invernadero y en campo (Furuya *et al.*, 2011; Zhang *et al.*, 2017; Lakkis *et al.*, 2019; Zang *et al.*, 2020; Zeng *et al.*, 2021).

Otros organismos no endófitos de los que se ha reportado control sobre *P. viticola* incluyen *Trichoderma koningiopsis* y formulaciones comerciales con *T. harzianum* T9, las cuales además poseen efecto inductor de resistencia (Perazzolli *et al.*, 2008; Kamble *et al.*, 2021; Palmieri *et al.*, 2021; Küpper *et al.*, 2022). En otro estudio, Bolzonello *et al.* (2023) encontraron que, al utilizar de forma preventiva análogos sintéticos de metabolitos secundarios de *Trichoderma* spp. sobre discos de hoja, las células de *P. viticola* mostraron ruptura de membranas y granulación citoplasmática, lo que representó un nivel de protección similar a un fungicida cúprico.

En cuanto a bacterias, se determinó que *Lysobacter capsici* AZ78, *Streptomyces atratus* PY-1 y *S. viridosporus* HH1, disminuyen la severidad de la enfermedad (Puopolo *et al.*, 2014; Liang *et al.*, 2016; El-Sharwaky *et al.*, 2018; Brescia *et al.*, 2021; Markellou *et al.*, 2022). Por su parte, Pozzebon y Duso (2008) registraron que los ácaros *Amblyseius andersoni* y *Typhlodromus pyri* se alimentan de micelio y esporas de *P. viticola*, lo que los presenta como candidatos para el control biológico.

Problemática y manejo en Costa Rica

De los problemas fitosanitarios presentes en las plantaciones de Costa Rica, el mildiú veloso es el más limitante, provocando pérdidas que, aunque no han sido estimadas, se han observado en diferente magnitud. Para su manejo, los viticultores realizan deshijes, podas constantes, y aplican sales de cobre y mancozeb como control preventivo, ya que el combate químico está sujeto a un ingrediente activo. Asimismo, cuando la presencia de inóculo es alta, se realiza una limpieza sanitaria de las hojas más afectadas y se remueven de la plantación.

En el caso de los productores que tienen materiales descendientes de *V. labrusca* en sus viñedos, el mildiú veloso no representa un problema significativo. Entre estos, el híbrido Isabella (*V. labrusca* × *V. vinifera*) es el más común en las plantaciones de clima cálido, tanto por su tolerancia a la enfermedad, como por ser el que mejor se ha adaptado a las condiciones tropicales. Puesto que la actividad en Costa Rica es incipiente, no se han implementado técnicas de mejoramiento molecular para desarrollar materiales que resistan el mildiú veloso, ni tampoco se ha reportado el uso de controladores biológicos efectivos de este patógeno.

Con excepción del híbrido Isabella, en la mayoría de las variedades sembradas en el país, esta enfermedad genera pérdidas en la productividad. Entre ellas, la variedad Syrah es altamente susceptible; sin embargo, también se ha destacado como uno de los cultivares de clima templado con mayor potencial para viticultura en zonas tropicales (Camargo *et al.*, 2011; Tonietto y Pereira, 2011; Commins *et al.*, 2012; Wurz *et al.*, 2017). Esta variedad se cultiva únicamente en el viñedo más tecnificado del país, ubicado en Dota, y se considera de alta calidad para elaborar vino. Por estas razones, es importante dilucidar estrategias de manejo que reduzcan el impacto de las epidemias.

Un obstáculo en la producción de Syrah en Dota es el retraso en el crecimiento, en comparación al ciclo fenológico que se observa en las regiones templadas (Serrano-Segura, 2020, comunicación personal). Esta condición genera que el periodo vegetativo sea más prologando y, por lo tanto, que el patógeno se reproduzca por más tiempo. Sumado a esto, las condiciones climáticas del lugar permiten que se cumpla la regla 3–10 para las infecciones primarias de mildiú veloso de la vid, de acuerdo con Rossi *et al.* (2013): 10 cm de tejido foliar, al menos 10 mm de lluvia en las últimas 48 h, y más de 10 °C.

Como parte del manejo agronómico de Syrah, después de la vendimia, las plantas permanecen con poco mantenimiento mientras las hojas translocan los nutrientes restantes al tronco, para que acumulen las reservas necesarias para la brotación del siguiente ciclo, tras lo cual se aplica nitrato de amonio a una dosis alta como quemante. Más tarde, las ramas productivas del periodo anterior se podan para dar origen a los hijos productivos del siguiente ciclo, y luego se les aplica un compensador de frío para romper la dormancia de las yemas laterales que, aproximadamente un mes después, brotarán e iniciarán un nuevo ciclo de cultivo, así como también del patógeno.

En el viñedo de Dota, se ha evaluado una amplia variedad de fungicidas de contacto, translaminares y sistémicos, para determinar su eficacia contra la enfermedad; sin embargo, la eficacia de algunos ingredientes activos ha disminuido a través del tiempo. Se ha observado que los productos de contacto a base de cobre no son efectivos durante la época lluviosa, mientras que, algunos fungicidas sistémicos probados han ocasionado toxicidad a dosis comerciales o menores. Por otro

lado, los productos biológicos formulados con *B. subtilis* tampoco han generado un buen resultado, de acuerdo con estimaciones visuales en el avance de la epidemia.

La falta de nuevos ingredientes activos permitidos en Costa Rica para el manejo de esta enfermedad representa un obstáculo no solo en la producción de Syrah, sino también en las demás variedades cultivadas en Dota y en el resto del país. En la actualidad, de los 25 ingredientes activos disponibles en el mundo para el control de oomicetes fitopatógenos (Cuadro 1), en Costa Rica, solo el mancozeb está permitido para el combate del mildiú veloso de la vid. Si bien este fungicida es utilizado en todas las regiones vitícolas, con excepción de la Unión Europea (Debelder, 2020), su uso individual en un programa de aplicaciones no es suficiente para combatir las epidemias en Dota, donde, además, las condiciones climáticas favorecen el desarrollo acelerado de la enfermedad. Estas razones hacen oportuno determinar el efecto de nuevas moléculas y mezclas que eventualmente puedan registrarse para su uso en la vid.

Durante el periodo 2019–2020, el mejor resultado en finca, en términos de rendimiento, para el combate del mildiú veloso en la variedad Syrah, se obtuvo al aplicar un fungicida a base de ciazofamida. No obstante, esta molécula solo se encuentra registrada para el control de *Phytophthora infestans* en papa y tomate, y *Pseudoperonospora cubensis* en melón y sandía, dos oomicetes fitopatógenos de gran impacto económico para la agricultura.

En una investigación realizada durante el ciclo productivo 2020–2021 (datos sin publicar) se determinó que tanto la ciazofamida como la mezcla de cimoxanilo + fosetil-Al + mancozeb fueron efectivos para reducir el impacto de la enfermedad. Estos resultados demuestran la importancia de realizar ensayos de eficacia biológica de moléculas que no han sido evaluadas en este patosistema, lo cual proporciona un acercamiento hacia nuevos registros, con la meta de continuar en la búsqueda de estrategias que permitan establecer un manejo integrado y sostenible de la actividad.

CONCLUSIONES

Los cambios en la distribución global de la viticultura han despertado el interés de valorar las zonas tropicales como potenciales regiones para explotar esta actividad. No obstante, las condiciones de temperatura y humedad presentes en los trópicos favorecen la aparición y los daños ocasionados por el mildiú veloso y otras enfermedades. Por otro lado, la resistencia de *P. viticola* a diversos fungicidas, sumada a la transición hacia mercados agroecológicamente más sostenibles, representan desafíos para los sistemas convencionales actuales, los cuales deben enfocar sus esfuerzos hacia estrategias de manejo integrado que prioricen el uso de

variedades resistentes y prácticas preventivas, con la meta de reducir y optimizar el uso de fungicidas sintéticos.

En Costa Rica, la ausencia de información técnica sobre el manejo agronómico de la vid, así como de recursos fitosanitarios para el combate del mildiú vellosa, representan obstáculos en el progreso de la actividad vitícola existente. A pesar de esto, la diversidad en las zonas del país en donde existen plantaciones demuestra que existe la posibilidad de desarrollar este mercado, razón por la cual es importante explorar formas de manejo fitosanitario. Para determinar estrategias efectivas en el combate de esta enfermedad, es preciso evaluar el comportamiento de los agentes biocontroladores reportados, así como de nuevas moléculas sintéticas, en un entorno tropical como Costa Rica, con el objetivo de identificar los insumos con mejor eficacia.

LITERATURA CITADA

- Agrios GN. 2005. Plant Pathology. 5th Ed. Academic Press. New York, USA. 922p.
- Ash G. 2017. Downy mildew of grape. The American Phytopathological Society. <https://www.apsnet.org/edcenter/disandpath/oomycete/pdlessons/Pages/DownyMildewGrape.aspx>
- Arnone A, Assante G, Bava A, Dallavalle S and Nasini G. 2009. Acremines H–N, novel prenylated polyketide metabolites produced by a strain of *Acremonium byssoides*. Tetrahedron 65(4): 786–791. <https://doi.org/10.1016/j.tet.2008.11.058>
- Assante G, Dallavalle S, Malpezzi L, Nasini G, Burruano S and Torta L. 2005. Acremines A-F, novel secondary metabolites produced by a strain of an endophytic *Acremonium*, isolated from sporangiophores of *Plasmopara viticola* in grapevine leaves. Tetrahedron 61: 7686–7692. <https://doi.org/10.1016/j.tet.2005.05.094>
- Ashenfelter O and Storchmann K. 2014. Wine and climate change (No. 386-2016-22790). <https://ageconsearch.umn.edu/record/164854/>
- Aziz A, Poinsot B, Daire X, Adrian M, Bézier A, Lambert B, Joubert JM and Pugin A. 2003. Laminarin elicits defense responses in grapevine and induces protection against *Botrytis cinerea* and *Plasmopara viticola*. Molecular Plant-Microbe Interactions 16(12): 1118–1128. <https://doi.org/10.1094/MPMI.2003.16.12.1118>
- Aziz A, Trotel-Aziz P, Dhuicq L, Jeandet P, Couderchet M and Vernet G. 2006. Chitosan oligomers and copper sulfate induce grapevine defense reactions and resistance to gray mold and downy mildew. Phytopathology 96(101): 1188–1194. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-96-1188>
- Barquero M. (2 de mayo de 2016). Productores buscan llevar uva a niveles comerciales. La Nación. <https://www.nacion.com/economia/agro/productores-buscan-llevar-uva-a-niveles-comerciales/2EQKCZVJFBFBPTN6ZTSWUJNH4/story/>
- Bakshi S, Szejnberg A and Yarden O. 2001. Isolation and characterization of a cold-tolerant strain of *Fusarium proliferatum*, a biocontrol agent of grape downy mildew. Phytopathology 91: 1062–1068. <https://10.1094/PHYTO.2001.91.11.1062>
- Baudoin A, Olaya G, Delmotte F, Colcol JF and Sierotzki H. 2008. QoI resistance of *Plasmopara viticola* and *Erysiphe necator* in the mid-Atlantic United States. Plant Health Progress 9(1): 25. <https://doi.org/10.1094/PHP-2008-0211-02-RS>
- Bitsadze N, Chipashvili R, Tskhedadze L, Aznarashvili M, Maghradze D, Vercesi A and Failla O. 2014. Screening of the Georgian grape germplasm to susceptibility of downy mildew: preliminary results. Acta Horticulturae 1032(191): 6.
- Bolzonello A, Morbiato L, Tundo S, Sella L, Baccelli I, Echeverrigaray S, Musetti R, De Zotti M and Favaron F. 2023. Peptide analogs of a *Trichoderma* peptaibol effectively control downy mildew in the vineyard. Plant Disease 107(9). <https://doi.org/10.1094/PDIS-09-22-2064-RE>

- Boso S, Alonso-Villaverde V, Gago P, Santiago JL and Martínez MC. 2014. Susceptibility to downy mildew (*Plasmopara viticola*) of different *Vitis* varieties. *Crop Protection* 63: 26–35. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2014.04.018>
- Bregaglio S, Donatelli M and Confalonieri R. 2013. Fungal infections of rice, wheat, and grape in Europe in 2030–2050. *Agronomy for Sustainable Development* 33: 767–776. <https://doi.org/10.1007/s13593-013-0149-6>
- Brent KJ and Hollomon DW. 2007. Fungicide resistance in crop pathogens: how can it be managed? FRAC Monograph No. 1. 2nd Ed.
- Brescia F, Vlassi A, Bejarano A, Seidl B, Marchetti-Deschmann M, Schuhmacher R and Puopolo G. 2021. Characterisation of the antibiotic profile of *Lysobacter capsici* AZ78, an effective biological control agent of plant pathogenic microorganisms. *Microorganisms* 9(6): 1320. <https://doi.org/10.3390/microorganisms9061320>
- Brischetto C, Bove F, Fedele G and Rossi V. 2021. A weather-driven model for predicting infections of grapevines by sporangia of *Plasmopara viticola*. *Frontiers in Plant Science* 12: 636607. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.636607>
- Buonassisi D, Colombo M, Migliaro D, Dolzani C, Peressotti E, Mizzotti C, Velasco R, Masiero S, Perazzolli M and Vezzulli S. 2017. Breeding for grapevine downy mildew resistance: a review of “omics” approaches. *Euphytica* 213(5): 1–21. <https://doi.org/10.1007/s10681-017-1882-8>
- Burdziej A, Bellée A, Bodin E, Valls Fonayet J, Magnin N, Szakiel A, Richard T, Cluzet S and Corio-Costet MF. 2021. Three types of elicitors induce grapevine resistance against downy mildew via common and specific immune responses. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 69(6) 1781–1795. <https://doi.org/10.1021/acs.jafc.0c06103>
- Burger P, Bouquet A and Striem MJ. 2009. Grape breeding. In: Mohan JS and Priyadarhan PM (Eds.). *Breeding Plantation Tree Crops: Temperate Species*. Springer Verlag Berlin, Germany, 161–189 pp.
- CABI. 2021. *Plasmopara viticola* (grapevine downy mildew). CABI Invasive Species Compendium. <https://www.cabi.org/isc/datasheet/41918>
- Caffi T, Rossi V and Carisse O. 2011. Evaluation of a dynamic model for primary infections caused by *Plasmopara viticola* on grapevine in Quebec. *Plant Health Progress* 12(1): 22. <https://doi.org/10.1094/PHP-2011-0126-01-RS>
- Caffi T, Gilardi G, Monchiero M and Rossi V. 2013. Production and release of asexual sporangia in *Plasmopara viticola*. *Phytopathology* 103(1): 64–73. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-04-12-0082-R>
- Camargo UA. 2005. Grape management techniques in tropical climates. In: XIV International GESCO Viticulture, Geisenheim, Alemania.
- Camargo UA, Protas JFS and Mello LMR. 2008. Grape growing and processing in Brazil. *Acta Horticulturae* 785: 51–58. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2008.785.2>
- Camargo UA, Pereira GE and Guerra CC. (may, 2011). Wine grape cultivars adaptation and selection for tropical regions. In: II International Symposium on Tropical Wines, Petrolina, Brazil. <https://www.ishs.org/symposium/228>
- Camargo UA, Mandelli F, Conceição MAF and Tonietto J. 2012. Grapevine performance and production strategies in tropical climates. *Asian Journal of Food and Agro-Industry* 5(4): 257–269.
- Campbell SE, Brannen PM, Scherm H and Brewer MT. 2020. Fungicide sensitivity survey of *Plasmopara viticola* populations in Georgia vineyards. *Plant Health Progress* 21(4): 256–261. <https://doi.org/10.1094/PHP-05-20-0039-RS>
- Campbell SE, Brannen PM, Scherm H, Eason N and MacAllister C. 2021. Efficacy of fungicide treatments for *Plasmopara viticola* control and occurrence of strobilurin field resistance in vineyards in Georgia, USA. *Crop Protection* 139: 105371. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2020.105371>
- Carbonneau A. (may, 2011). Tropical viticulture: Specificities and challenges for a quality viticulture. II International Symposium on Tropical Wines, Petrolina, Brazil. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2011.910.1>
- Carisse O. 2016. Development of grape downy mildew (*Plasmopara viticola*) under northern viticulture conditions: influence of fall disease incidence. *European Journal of Plant Pathology* 144: 773–783. <https://doi.org/10.1007/s10658-015-0748-y>
- Commins T, Asavasanti S and Deloire A. 2012. What is tropical wine and what defines it? Thailand as a case study. *Asian Journal of Food and Agro-Industry* 5(02): 79–95.
- Cordero-Pérez, C. (12 de marzo de 2022). Vicosa es la creadora del vino nacional Teber y ahora fermenta cuatro nuevos productos desde La Garita. *El Financiero*. <https://www.elfinanciero.com/tecnologia/vicosa-es-la-creadora-del-vino-nacional-teber-y/2IOR7WVWRJBRXGYSRZQFMM2UJE/story/>

- Costa RRD, Rodrigues AAM and Vasconcelos VAFD, Costa JPD and Lima MACD. 2019. Trellis systems, rootstocks and season influence on the phenolic composition of ‘Chenin Blanc’ grape. *Scientia Agricola* 77(3): e20180207. <https://doi.org/10.1590/1678-992X-2018-0207>
- Cruz L. 1948. La uva y sus posibilidades de cultivo a grande escala en Costa Rica. *Revista de Agricultura* 1: 7–10. <http://www.mag.go.cr/rev-histo/ra-20-01-007.pdf>
- Dagostin S, Vecchione A, Zulini L, Ferrari A and Pertot I. 2006. Efficacy evaluation of the resistance inducer benzothiadiazole against grapevine downy mildew. *In: 5th International Workshop on Grapevine Downy and Powdery Mildew Proceedings*. I (pp. 29–30).
- Dagostin S, Schärer HJ, Pertot I and Tamm L. 2011. Are there alternatives to copper for controlling grapevine downy mildew in organic viticulture? *Crop Protection* 30(7): 776–788. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2011.02.031>
- Dalla Marta A, Magarey RD and Orlandini S. 2005. Modelling leaf wetness duration and downy mildew simulation on grapevine in Italy. *Agricultural and Forest Meteorology* 132(1–2): 84–95. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2005.07.003>
- de Bem BP, Bogo A, Everhart SE, Casa RT, Gonçalves MJ, Filho JLM, Rufato L, da Silva FN, Allebrandt R and da Cunha IC. 2016. Effect of four training systems on the temporal dynamics of downy mildew in two grapevine cultivars in southern Brazil. *Tropical Plant Pathology* 41: 370–379. <https://doi.org/10.1007/s40858-016-0110-8>
- Debelder T. 2020. Mancozeb Non-Renewal and MRL Review. Voluntary Report E42020-0099. Foreign Agricultural Service. United States Department of Agriculture. <https://www.fas.usda.gov/data/european-union-mancozeb-non-renewal-and-mrl-review>
- Demir KOK. 2014. A review on grape growing in tropical regions. *Turkish Journal of Agricultural and Natural Sciences* 6: 1236–1241. <https://dergipark.org.tr/en/pub/turkjans/issue/13310/160891>
- Divilov K, Barba P, Cadle-Davidson L and Reisch BI. 2018. Single and multiple phenotype QTL analyses of downy mildew resistance in interspecific grapevines. *Theoretical and Applied Genetics* 131: 1133–1143. <https://doi.org/10.1007/s00122-018-3065-y>
- Dufour MC, Lambert C, Bouscaut J, Mérillon JM and Corio-Costet MF. 2012. Benzothiadiazole-primed defense responses and enhanced differential expression of defense genes in *Vitis vinifera* infected with biotrophic pathogens *Erysiphe necator* and *Plasmopara viticola*. *Plant Pathology* 62(2): 370–382. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.2012.02628.x>
- Eibach R and Töpfer R. 2015. Traditional grapevine breeding techniques. *In: Reynolds A (Ed.). Grapevine breeding programs for the wine industry*. Woodhead Publishing, Cambridge, UK. 3–22 pp.
- Elderfield JA, López-Ruiz FJ, van den Bosch F and Cunniffe NJ. 2018. Using epidemiological principles to explain fungicide resistance management tactics: Why do mixtures outperform alternations? *Phytopathology* 108(7): 803–817. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-08-17-0277-R>
- El-Sharkawy HHA, Abo-El-Wafa TSA. and Ibrahim SAA. 2018. Biological control agents improve the productivity and induce the resistance against downy mildew of grapevine. *Journal of Plant Pathology* 100: 33–42. <https://doi.org/10.1007/s42161-018-0007-0>
- Fennell J. 1945. La uva tropical. *Revista del Instituto de Defensa del Café de Costa Rica*. 1945. Tomo XV, 128-129. <https://www.sinabi.go.cr/biblioteca%20digital/revistas/Revista%20del%20Instituto%20de%20Defensa%20del%20Cafe.aspx>
- Fernández E. (14 de agosto de 2016). Vinos costarricenses luchan por sobrevivir en el mercado dominado por la importación. *El Financiero*. <https://www.elfinanciero.cr/negocios/vinos-costarricenses-luchan-por-sobrevivir-en-el-mercado-dominado-por-la-importacion/E2F5VXHXYFDMNDEPKPSGXCFG4/story/>
- Fischer BM, Salakhutdinov I, Akkurt M, Eibach R, Edwards KJ, Töpfer R and Zyprian EM. 2004. Quantitative trait locus analysis of fungal disease resistance factors on a molecular map of grapevine. *Theoretical and Applied Genetics* 108: 501–515. <https://doi.org/10.1007/s00122-003-1445-3>
- Fonseca A, Fraga H and Santos JA. 2023. Exposure of Portuguese viticulture to weather extremes under climate change. *Climate Services* 30: 100357. <https://doi.org/10.1016/j.cliser.2023.100357>
- Fontaine MC, Labbé F, Dussert Y, Delière L, Richart-Cervera S, Giraud T and Delmotte F. 2021. Europe as a bridgehead in the worldwide invasion history of grapevine downy mildew, *Plasmopara viticola*. *Current Biology* 31(10): 2155–2166. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.03.009>

- Foria S, Magris G, Jurman I, Schwope R, De Candido M, De Luca E, Ivanišević D, Morgante M and Di Gaspero G. 2022. Extent of wild-to-crop interspecific introgression in grapevine (*Vitis vinifera*) as a consequence of resistance breeding and implications for the crop species definition. *Horticulture Research* 9: uhab010. <https://doi.org/10.1093/hr/uhab010>
- Fungicide Resistance Action Committee. 2019. FRAC Pathogen Risk List. <https://www.frac.info/docs/default-source/publications/pathogen-risk/frac-pathogen-list-2019.pdf>
- Fröbel S and Zyprian E. 2019. Colonization of different grapevine tissues by *Plasmopara viticola*—a histological study. *Frontiers in Plant Science* 10: 951. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00951>
- Fröbel S, Dudenhöffer J, Töpfer R and Zyprian E. 2019. Transcriptome analysis of early downy mildew (*Plasmopara viticola*) defense in grapevines carrying the Asian resistance locus Rpv10. *Euphytica* 215(2): 28. <https://doi.org/10.1007/s10681-019-2355-z>
- Fu P, Wu W, Lai G, Li R, Peng Y, Yang B, Wang B, Yin L, Qu J, Song S and Lu J. 2020. Identifying *Plasmopara viticola* resistance Loci in grapevine (*Vitis amurensis*) via genotyping-by-sequencing-based QTL mapping. *Plant Physiology and Biochemistry* 154: 75–84.
- Furuya S, Mochizuki M, Saito S, Kobayashi H, Takayanagi T and Suzuki S. 2010. Monitoring of QoI fungicide resistance in *Plasmopara viticola* populations in Japan. *Pest Management Science* 66(11): 1268–1272. <https://doi.org/10.1002/ps.2012>
- Furuya S, Mochizuki M, Aoki Y, Kobayashi H, Takayanagi T, Shimizu M and Suzuki S. 2011. Isolation and characterization of *Bacillus subtilis* KS1 for the biocontrol of grapevine fungal diseases. *Biocontrol Science and Technology* 21(6): 705–720. <https://doi.org/10.1080/09583157.2011.574208>
- Garrett KA, Dendy SP, Frank EE, Rouse MN and Travers SE. 2006. Climate change effects on plant disease: genomes to ecosystems. *Annual Review of Phytopathology* 44: 489–509. <https://doi.org/10.1146/annurev.phyto.44.070505.143420>
- Gauthier A, Trouvelot S, Kelloniemi J, Frettinger P, Wendehenne D, Daire X, Joubert JM, Ferrarini A, Delledonne M, Flors V and Poinssot B. 2014. The sulfated laminarin triggers a stress transcriptome before priming the SA- and ROS-dependent defenses during grapevine's induced resistance against *Plasmopara viticola*. *PLoS One* 9(2): e88145. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0088145>
- Gessler C, Pertot I and Perazzolli M. 2011. *Plasmopara viticola*: A review of knowledge on downy mildew of grapevine and effective disease management. *Phytopathologia Mediterranea* 50(1): 3–44. <https://www.jstor.org/stable/26458675>
- Ghule MR, Sawant IS, Sawant SD and Saha S. 2020. Resistance of *Plasmopara viticola* to multiple fungicides in vineyards of Maharashtra, India. *Journal of Environmental Biology* 41(5): 1026–1033. <http://doi.org/10.22438/jeb/41/5/MRN-1097>
- Gindro K, Schnee S, Lecoultre N, Michellod E, Zufferey V, Spring JL, Viret O and Dubuis PH. 2022. Development of downy mildew in grape bunches of susceptible and resistant cultivars: infection pathways and limited systemic spread. *Australian Journal of Grape and Wine Research* 28(4): 572–580. <https://doi.org/10.1111/ajgw.12560>
- Giovinazzo G and Grieco F. 2015. Functional properties of grape and wine polyphenols. *Plant Foods for Human Nutrition* 70(4): 454–462. <https://doi.org/10.1007/s11130-015-0518-1>
- Gisi U and Sierotzki H. 2008. Fungicide modes of action and resistance in downy mildews. *European Journal of Plant Pathology* 122: 157–167. <https://doi.org/10.1007/s10658-008-9290-5>
- Gisi U and Sierotzki H. 2015. Oomycete Fungicides: Phenylamides, Quinone Outside Inhibitors, and Carboxylic Acid Amides. In: Ishii H and Hollomon D (Eds). *Fungicide Resistance in Plant Pathogens*. Springer, Tokyo, Japan. 145–174 pp. https://doi.org/10.1007/978-4-431-55642-8_10
- Gisi U. 1996. Synergistic interaction of fungicides in mixtures. *Phytopathology* 86(11): 1273–1279.
- Göker M, Voglmayr H, Rietzmüller A and Oberwinkler F. 2007. How do obligate parasites evolve? A multi-gene phylogenetic analysis of downy mildews. *Fungal Genetics and Biology* 44(2): 105–122. <https://doi.org/10.1016/j.fgb.2006.07.005>
- Guerreiro A, Figueiredo J, Sousa Silva M and Figueiredo A. 2016. Linking jasmonic acid to grapevine resistance against the biotrophic oomycete *Plasmopara viticola*. *Frontiers in Plant Science* 7: 565. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00565>
- Hall BH, McKay SF, Lopez F, Harper L, Savocchia S, Borneman A and Herderich M. 2017. Fungicide resistance in Australian viticulture. *Modern Fungicides and Antifungal Compounds* 8: 181–186.

- Hamiduzzaman MM, Jakab G, Barnavon L, Neuhaus JM and Mauch-Mani B. 2005. β -aminobutyric acid-induced resistance against downy mildew in grapevine acts through the potentiation of callose formation and jasmonic acid signaling. *Molecular Plant-Microbe Interactions* 18(8): 819–829. <https://doi.org/10.1094/MPMI-18-0819>
- Hannah L, Roehrdanz PR, Ikegami M, Shepard AV, Shaw MR, Tabor G, Zhi L, Marquet PA and Hijmans RJ. 2013. Climate change, wine, and conservation. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110(17): 6907–6912. <https://doi.org/10.1073/pnas.1210127110>
- Harm A, Kassemeyer HH, Seibicke T and Regner F. 2011. Evaluation of chemical and natural resistance inducers against downy mildew (*Plasmopara viticola*) in grapevine. *American Journal of Enology and Viticulture* 62(2): 184–192. <https://doi.org/10.5344/ajev.2011.09054>
- Hickey CC, Kwasniewski MT and Wolf TK. 2018. Leaf removal effects on Cabernet franc and Petit Verdot. II. Grape carotenoids, phenolics, and wine sensory analysis. *American Journal of Enology and Viticulture* 69(3): 231–246. <https://doi.org/10.5344/ajev.2018.17107>
- Hollomon DW. 2015. Fungicide resistance: facing the challenge. *Plant Protection Science* 51(4): 170–176. <https://doi.org/10.17221/42/2015-PPS>
- Inchaya P, Mathukorn S, Sopone W, Dusit A and Natthiya B. 2013. Changes in salicylic acid in grapevine treated with chitosan and BTH against *Sphaceloma ampelinum*, the causal agent of grapevine anthracnose. *African Journal of Microbiology Research* 7(7): 557–563.
- Index Fungorum. 2023. Index Fungorum Database. <http://www.indexfungorum.org/names/NamesRecord.asp?RecordID=208592>
- Instituto Nacional de Estadística y Censo. 2021. Encuesta Nacional Agropecuaria 2021. Resultados generales de la actividad agrícola y forestal. <https://inec.cr/estadisticas-fuentes/encuestas/encuesta-nacional-agropecuaria>
- Jacinto J, Jesus JG, Damásio M, Silvestre J, Máguas C and Antunes C. 2023. Phloem carbon isotopic signature as a valuable tool to assess physiological adjustments among European grapevine varieties under a Mediterranean climate. *Agricultural Water Management* 286: 108396. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2023.108396>
- Jackson RS. 2022. *Wine Science. Principles and Applications*. 5th Ed. Academic Press, London, UK. 1030p.
- Jacquens L, Trouvelot S, Lemaitre-Guillier C, Krzyzaniak Y, Clément G, Citerne S, Mouille G, Moreau E, Héloir M-C and Adrian M. 2022. Biostimulation can prime elicitor induced resistance of grapevine leaves to downy mildew. *Frontiers in Plant Science* 13: 998273. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.998273>
- Jermine M, Blaise P and Gessler C. 2010. Quantitative effect of leaf damage caused by downy mildew (*Plasmopara viticola*) on growth and yield quality of grapevine ‘Merlot’ (*Vitis vinifera*). *Vitis* 49(2): 77–85.
- Kamble MV, Joshi SM, Hadimani S and Jogaiah S. 2021. Biopriming with rhizosphere *Trichoderma harzianum* elicit protection against grapevine downy mildew disease by triggering histopathological and biochemical defense responses. *Rhizosphere* 19: 100398. <https://doi.org/10.1016/j.rhisph.2021.100398>
- Kassemeyer HH, Gaduroy DM, Hill G and Wilcox WF. 2015. Part I. Diseases caused by biotic factors: diseases caused by fungi and oomycetes. In: Wilcox WF, Gubler WD and Uyemoto JK. (Eds.). *Compendium of grape diseases, disorders, and pests*. APS Press. MN, USA. 17–146 pp.
- Khan W, Rayirath UP, Subramanian S, Jithesh MN, Rayorath P, Hodges DM, Critchley AT, Craigie JS, Norrie J and Prithiviraj B. 2009. Seaweed extracts as biostimulants of plant growth and development. *Journal of Plant Growth Regulation* 28: 386–399. <https://doi.org/10.1007/s00344-009-9103-x>
- Kennelly MM, Gadoury DM, Wilcox WF, Magarey PA and Seem RC. 2007. Primary infection, lesion productivity, and survival of sporangia in the grapevine downy mildew pathogen *Plasmopara viticola*. *Phytopathology* 97(4): 512–522. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-97-4-0512>
- Khalil-Ur-Rehman M, Wang W, Xu YS, Haider MS, Li CX and Tao JM. 2017. Comparative study on reagents involved in grape bud break and their effects on different metabolites and related gene expression during winter. *Frontiers in Plant Science* 8: 1340. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01340>
- Koledenkova K, Esmaeel Q, Jacquard C, Nowak J, Clément C and Barka EA. 2022. *Plasmopara viticola* the causal agent of downy mildew of grapevine: from its taxonomy to disease management. *Frontiers in Microbiology*. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.889472>

- Kortekamp A. 1997. *Epicoccum nigrum* LINK: A biological control agent of *Plasmopara viticola* (BERK. et CURT.). *Vitis* 36(4): 215–216.
- Kortekamp A. 2005. Growth, occurrence and development of septa in *Plasmopara viticola* and other members of the Peronosporaceae using light-and epifluorescence-microscopy. *Mycological Research* 109(5): 640–648. <https://doi.org/10.1017/S0953756205002418>
- Küpper V, Steiner U and Kortekamp A. 2022. *Trichoderma* species isolated from grapevine with tolerance towards common copper fungicides used in viticulture for plant protection. *Pest Management Science* 78(8): 3266–3276. <https://doi.org/10.1002/ps.6951>
- Lakkis S, Trostel-Aziz P, Rabenoelina F, Schwarzenberg A, Nguema-Ona E, Clément C and Aziz A. 2019. Strengthening grapevine resistance by *Pseudomonas fluorescens* PTA-CT2 relies on distinct defense pathways in susceptible and partially resistant genotypes to downy mildew and gray mold diseases. *Frontiers in Plant Science* 10: 1–18. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01112>
- Lallanilla M. (9 de abril de 2013). Will global warming crush the wine industry? Live Science. <https://www.livescience.com/28577-wine-global-warming.html>
- Lamberth C. 2019. Episodes from the continuous search for solutions against downy mildew diseases. *Chimia* 73(7–8): 571–571. <https://doi.org/10.2533/chimia.2019.571>
- Lamichhane JR, Osdaghi E, Behlau F, Köhl J, Jones JB and Aubertot JN. 2018. Thirteen decades of antimicrobial copper compounds applied in agriculture. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 38: 1–18. <https://doi.org/10.1007/s13593-018-0503-9>
- Leão PCDS, Nunes BTG and Lima MACD. 2016. Canopy management effects on ‘Syrah’ grapevines under tropical semi-arid conditions. *Scientia Agricola* 73: 209–216. <https://doi.org/10.1590/0103-9016-2014-0408>
- Leis D, Renner W and Leitner E. (august, 2018). Characterisation of wines produced from fungus resistant grape varieties. In: Flavour Science. Proceedings of the XV Weurman Flavour Research Symposium, Graz University of Technology, Austria. <https://doi.org/10.3217/978-3-85125-593-5-109>
- Liang C, Zang C, McDermott MI, Zhao K, Yu S and Huang Y. 2016. Two imide substances from a soil-isolated *Streptomyces atratus* strain provide effective biocontrol activity against grapevine downy mildew. *Biocontrol Science and Technology* 26(10): 1337–1351. <https://doi.org/10.1080/09583157.2016.1199014>
- Liang Z, Cheng L, Zhong GY and Liu RH. 2014. Antioxidant and antiproliferative activities of twenty-four *Vitis vinifera* grapes. *PLoS ONE* 9(8): <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0105146>
- Lin H, Leng H, Guo Y, Kondo S, Zhao Y, Shi G and Guo X. 2019. QTLs and candidate genes for downy mildew resistance conferred by interspecific grape (*V. vinifera* L. × *V. amurensis* Rupr.) crossing. *Scientia Horticulturae* 244: 200–207. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2018.09.045>
- Lizano-Sáenz, JR. 1992. Carta de entendimiento. Programa Cooperativo entre el Ministerio de Agricultura y Ganadería, Instituto Nacional de Aprendizaje, Instituto de Desarrollo Agrario y la Misión Técnica Agrícola de la República de China, para la ejecución del proyecto de uva en Costa Rica. <https://www.mag.go.cr/convenios/1992/1992c07-0434.pdf>
- Llamazares De Miguel D, Mena-Petite A and Díez-Navajas AM. 2022. Toxicity and preventive activity of chitosan, *Equisetum arvense*, lecithin and salix cortex against *Plasmopara viticola*, the causal agent of downy mildew in grapevine. *Agronomy* 12(12): 3139. <https://doi.org/10.3390/agronomy12123139>
- Lo Piccolo S, Alfonso A, Giambra S, Conigliaro G, Lopez-Llorca LV and Burruano S. 2015. Identification of *Acremonium* isolates from grapevines and evaluation of their antagonism towards *Plasmopara viticola*. *Annals of Microbiology* 65 2393–2403. <https://doi.org/10.1007/s13213-015-1082-5>
- Lucas JA, Hawkins NJ and Fraaije BA. 2015. The evolution of fungicide resistance. *Advances in Applied Microbiology* 90: 29–92. <https://doi.org/10.1016/bs.aambs.2014.09.001>
- Mackenzie DE and Christy AG. 2005. The role of soil chemistry in wine grape quality and sustainable soil management in vineyards. *Water Science and Technology* 51(1): 27–37. <https://doi.org/10.2166/wst.2005.0004>
- Maddalena G, Russo G and Toffolatti SL. 2021. The study of the germination dynamics of *Plasmopara viticola* oospores highlights the presence of phenotypic synchrony with the host. *Frontiers in Microbiology* 12: 698586. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.698586>

- Madden LV, Ellis MA, Lalancette N, Hughes G and Wilson LL. 2000. Evaluation of a disease warning system for downy mildew of grapes. *Plant Disease* 84(5): 549–554. <https://doi.org/10.1094/PDIS.2000.84.5.549>
- Markellou E, Kapaxidi E, Karamaouna F, Samara M, Kyriakopoulou K, Anastasiadou P, Vavoulidou E, Meidanis M, Machera K, Mandoulaki A, Margaritopoulou T, Giovannini O, Tomada S, Pertot I and Puopolo G. 2022. Evaluation of plant protection efficacy in field conditions and side effects of *Lysobacter capsici* AZ78, a biocontrol agent of *Plasmopara viticola*. *Biocontrol Science and Technology* 32(8): 930–951. <https://doi.org/10.1080/09583157.2022.2064431>
- Massi F, Marcianò D, Russo G, Stuknytė M, Arioli S, Mora D and Toffolatti SL. 2022. Evaluation of the characteristics and infectivity of the secondary inoculum produced by *Plasmopara viticola* on grapevine leaves by means of flow cytometry and fluorescence-activated cell sorting. *Applied and Environmental Microbiology* 88(21): e01010–22. <https://doi.org/10.1128/aem.01010-22>
- Massi F, Torriani SF, Borghi L and Toffolatti SL. 2021. Fungicide resistance evolution and detection in plant pathogens: *Plasmopara viticola* as a case study. *Microorganisms* 9(1): 119. <https://doi.org/10.3390/microorganisms9010119>
- Matasci CL, Gobbin D, Schärer HJ, Tamm L and Gessler C. 2008. Selection for fungicide resistance throughout a growing season in populations of *Plasmopara viticola*. *European Journal of Plant Pathology* 120: 79–83. <https://doi.org/10.1007/s10658-007-9190-0>
- Merdinoglu D, Schneider C, Prado E, Wiedemann-Merdinoglu S and Mestre P. 2018. Breeding for durable resistance to downy and powdery mildew in grapevine. *OENO One* 52(3): 203–209. <https://doi.org/10.20870/oeno-one.2018.52.3.2116>
- Mian G, Buso E and Tonon M. 2021. Decision support systems for downy mildew (*Plasmopara viticola*) control in grapevine: short comparison review. *Asian Research Journal of Agriculture* 14(2): 12–20. <https://doi.org/10.9734/arja/2021/v14i230120>
- Mian G, Musetti R, Belfiore N, Boscaro D, Lovat L and Tomasi D. 2023. Chitosan application reduces downy mildew severity on grapevine leaves by positively affecting gene expression pattern. *Physiological and Molecular Plant Pathology* 125: 102025. <https://doi.org/10.1016/j.pmpp.2023.102025>
- Moreira FM, Madini A, Marino R, Zulini L, Stefanini M, Velasco R, Kozma P and Grando MS. 2011. Genetic linkage maps of two interspecific grape crosses (*Vitis* spp.) used to localize quantitative trait loci for downy mildew resistance. *Tree Genetics & Genomes* 7: 153–167. <https://doi.org/10.1007/s11295-010-0322-x>
- Moriondo M, Jones GV, Bois B, Dibari C, Ferrise R, Trombi G and Bindi M. 2013. Projected shifts of wine regions in response to climate change. *Climatic Change* 119(3): 825–839. <https://doi.org/10.1007/s10584-013-0739-y>
- Mosedale JR, Abernethy KE, Smart RE, Wilson RJ and Maclean IMD. 2016. Climate change impacts and adaptive strategies: lessons from the grapevine. *Global Change Biology* 22(11): 3814–3828. <https://doi.org/10.1111/gcb.13406>
- Mozell MR and Thach L. 2014. The impact of climate change on the global wine industry: challenges and solutions. *Wine Economics and Policy* 3: 81–89. <https://doi.org/10.1016/j.wep.2014.08.001>
- Mundt CC. 2014. Durable resistance: a key to sustainable management of pathogens and pests. *Infection, Genetics and Evolution* 27: 446–455. <https://doi.org/10.1016/j.meegid.2014.01.011>
- Musetti R, Vecchione A, Stringher L, Borselli S, Zulini L, Marzani C, D'Ambrosio L, di Toppi S and Pertot I. 2006. Inhibition of sporulation and ultrastructural alterations of grapevine downy mildew by the endophytic fungus *Alternaria alternata*. *Phytopathology* 96(7): 689–698. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-96-0689>
- Muthmann R and Nadin P. 2007. The use of plant protection products in the European Union. <https://ec.europa.eu/eurostat/documents/3217494/5611788/KS-76-06-669-EN.PDF.pdf/36c156f1-9fa9-4243-9bd3-f4c7c3c8286a?t=1414769021000>
- Nascimento-Gavioli MCA, Rockenbach MF, Welter LJ and Guerra MP. 2020. Histopathological study of resistant (*Vitis labrusca* L.) and susceptible (*Vitis vinifera* L.) cultivars of grapevine to the infection by downy mildew. *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology* 95(4): 521–531. <https://doi.org/10.1080/14620316.2019.1685411>
- Nassur RDCMR, Pereira GE, Glória MBA and de Oliveira Lima LC. 2017. Rootstock influencing the quality and biogenic amines content on Syrah tropical wines. *Comunicata Scientiae* 8(2): 202–208. <https://doi.org/10.14295/CS.v8i2.2562>
- Organización Internacional de la Viña y el Vino. 2017. Distribution of the world's grapevine varieties. Focus OIV. <https://www.oiv.int/public/medias/5888/en-distribution-of-the-worlds-grapevine-varieties.pdf>
- Organización Internacional de la Viña y el Vino. 2019. Statistical report on world vitiviniculture. <http://www.oiv.int/public/medias/6782/oiv-2019-statistical-report-on-world-vitiviniculture.pdf>

- Palmieri MC, Perazzolli M, Matafora V, Moretto M, Bachi A and Pertot I. 2012. Proteomic analysis of grapevine resistance induced by *Trichoderma harzianum* T39 reveals specific defence pathways activated against downy mildew. *Journal of Experimental Botany* 63: 6237–6251. <https://doi.org/10.1093/jxb/ers279>
- Paris F, Krzyżaniak Y, Gauvrit C, Jamois F, Domergue F, Joubès J, Ferrières V, Adrian M, Legentil L, Daire X and Trouvelot S. 2016. An ethoxylated surfactant enhances the penetration of the sulfated laminarin through leaf cuticle and stomata, leading to increased induced resistance against grapevine downy mildew. *Physiologia Plantarum* 156(3): 338–350. <https://doi.org/10.1111/ppl.12394>
- Perazzolli M, Dagostin S, Ferrari A, Elad Y and Pertot I. 2008. Induction of systemic resistance against *Plasmopara viticola* in grapevine by *Trichoderma harzianum* T39 and benzothiadiazole. *Biological Control* 47(2): 228–234. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2008.08.008>
- Pertot I, Caffi T, Rossi V, Mugnai L, Hoffmann C, Grando MS, Gary C, Lafond D, Duso C, Thiery D, Mazzoni V and Anfora G. 2017. A critical review of plant protection tools for reducing pesticide use on grapevine and new perspectives for the implementation of IPM in viticulture. *Crop Protection* 97: 70–84. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2016.11.025>
- Poeydebat C, Courchinoux E, Delière L, Raynal M and Delmotte F. 2022. Quantification and management of *Plasmopara viticola* primary inoculum in soil—Towards prophylactic control of grapevine downy mildew. In: 9th International Workshop on Grapevine Downy and Powdery Mildews (GDPM 2022). *BIO Web of Conferences*, vol. 50. <https://doi.org/10.1051/bio-conf/20225003011>
- Possamai T and Wiedemann-Merdinoglu S. 2022. Phenotyping for QTL identification: A case study of resistance to *Plasmopara viticola* and *Erysiphe necator* in grapevine. *Frontiers in Plant Science* 13: 930954. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.930954>
- Pozzebon A and Duso C. 2008. Grape downy mildew *Plasmopara viticola*, an alternative food for generalist predatory mites occurring in vineyards. *Biological Control* 45(3): 441–449. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2008.02.001>
- Puopolo G, Giovannini O and Pertot I. 2014. *Lysobacter capsici* AZ78 can be combined with copper to effectively control *Plasmopara viticola* on grapevine. *Microbiological Research* 169(7–8): 633–642. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2013.09.013>
- Pymes, El Financiero. (18 de mayo de 2015). Conozca al embajador de las uvas en Costa Rica. *El Financiero*. <https://www.elfinanciero.com/pymes/conozca-al-embajador-de-las-uvas-en-costa-rica/WNOJNZAJNNENVBSOM5NC5CZZ6M/story/>
- Reuveni M, Zahavi T and Cohen Y. 2001. Controlling downy mildew (*Plasmopara viticola*) in field-grown grapevine with β -aminobutyric acid (BABA). *Phytoparasitica*, 29, 125–133. <https://doi.org/10.1007/BF02983956>
- Romanazzi G, Mancini V, Feliziani E, Servili A, Endeshaw S and Neri D. 2016. Impact of alternative fungicides on grape downy mildew control and vine growth and development. *Plant Disease* 100(4): 739–748. <https://doi.org/10.1094/PDIS-05-15-0564-RE>
- Romanazzi G, Mancini V, Foglia R, Marcolini D, Kavari M and Piancatelli S. 2021. Use of chitosan and other natural compounds alone or in different strategies with copper hydroxide for control of grapevine downy mildew. *Plant Disease* 105(10): 3261–3268. <https://doi.org/10.1094/PDIS-06-20-1268-RE>
- Rossi V, Caffi T and Gobbin D. 2013. Contribution of molecular studies to botanical epidemiology and disease modelling: Grapevine downy mildew as a case-study. *European Journal of Plant Pathology*. <https://doi.org/10.1007/s10658-012-0114-2>
- Rouxel M, Mestre P, Baudoin A, Carisse O, Delière L, Ellis MA, Gadoury D, Lu J, Nita M, Richard-Cervera S, Schilder A, Wise A and Delmotte F. 2014. Geographic distribution of cryptic species of *Plasmopara viticola* causing downy mildew on wild and cultivated grape in Eastern North America. *Phytopathology* 104(7): 692–701. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-08-13-0225-R>
- Sacchi G. 2021. Economic importance of a sector rich in cultural and traditional values. Grapevine sector: market analysis. <https://www.tropicsafe.eu/wp-content/uploads/2022/02/GRAPEVINE-SECTOR-MARKET-ANALYSIS.pdf>
- Santos JA, Fraga H, Malheiro AC, Moutinho-Pereira J, Dinis LT, Correia C, Moriondo M, Leolini L, Dibari C, Costafreda-Aumedes S, Kartschall T, Menz C, Molitor D, Junk J, Beyer Mand Schultz HR. 2020a. A review of the potential climate change impacts and adaptation options for European viticulture. *Applied Sciences* 10(9): 3092. <https://doi.org/10.3390/app10093092>
- Santos RF, Fraaije BA, Garrido LDR, Monteiro-Vitorello CB and Amorim L. 2020b. Multiple resistance of *Plasmopara viticola* to QoI and CAA fungicides in Brazil. *Plant Pathology* 69(9): 1708–1720. <https://doi.org/10.1111/ppa.13254>

- Sargolzaei M, Maddalena G, Bitsadze N, Maghradze D, Bianco PA, Failla O, Toffolatti S and De Lorenzis G. 2020. Rpv29, Rpv30 and Rpv31: three novel genomic loci associated with resistance to *Plasmopara viticola* in *Vitis vinifera*. *Frontiers in Plant Science* 11: 562432. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.562432>
- Sargolzaei M, Rustioni L, Cola G, Ricciardi V, Bianco PA, Maghradze D, Failla O, Quaglino F, Toffolatti S and De Lorenzis G. 2021. Georgian grapevine cultivars: ancient biodiversity for future viticulture. *Frontiers in Plant Science* 12: 94. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.630122>
- Sarkhosh-Khorasani S, Sangsefidi ZS and Hosseinzadeh M. 2021. The effect of grape products containing polyphenols on oxidative stress: a systematic review and meta-analysis of randomized clinical trials. *Nutrition Journal* 20(1): 1–18. <https://doi.org/10.1186/s12937-021-00686-5>
- Servicio Fitosanitario de Estado. 2023. Sistema de Insumos y Fiscalización. Ministerio de Agricultura y Ganadería. <http://app.sfe.go.cr/SFEInsumos/asp/Seguridad/Home.aspx>
- Shen H, Li Z, Yang J, Zhang M and Ran L. 2017. Identification of the mycoparasitic strain F3 on *Plasmopara viticola* and its control effect on grape downy mildew. *Journal of Plant Protection* 44(4): 643–649.
- Sheng-Pin L. 1988. Los viñedos en Costa Rica. *Boltec*, 21, 3: 32–39.
- Slaughter AR, Hamiduzzaman MM, Gindro K, Neuhaus JM, Mauch-Mani B. 2008. Beta-aminobutyric acid-induced resistance in grapevine against downy mildew: involvement of pterostilbene. *In: Lebeda A, Spencer-Phillips PTN and Cooke BM*. (Eds). *The Downy Mildews- Genetics, Molecular Biology and Control*. Springer, Dordrecht. 206 p. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-8973-2_14
- Soares S, Brandão E, Mateus N and de Freitas V. 2017. Sensorial properties of red wine polyphenols: Astringency and bitterness. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition* 57(5): 937–948. <https://doi.org/10.1080/10408398.2014.946468>
- Steimetz E, Trouvelot S, Gindro K, Bordier A, Poinssot B, Adrian M and Daire X. 2012. Influence of leaf age on induced resistance in grapevine against *Plasmopara viticola*. *Physiological and Molecular Plant Pathology* 79: 89–96. <https://doi.org/10.1016/j.pmpp.2012.05.004>
- Sun Q, Gates MJ, Lavin EH, Acree TE and Sacks GL. 2011. Comparison of odor-active compounds in grapes and wines from *Vitis vinifera* and non-foxy American grape species. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 59(19): 10657–10664. <https://doi.org/10.1021/jf2026204>
- Taibi O, Bardelloni V, Bove F, Scaglia F, Caffi T and Rossi V. 2022. Activity of resistance inducers against *Plasmopara viticola* in vineyard. *In: 9th International Workshop on Grapevine Downy and Powdery Mildews (GDPM 2022)*. *BIO Web of Conferences*, vol. 50. <https://doi.org/10.1051/bioconf/20225003003>
- Taibi O, Salotti I and Rossi V. 2023. Plant resistance inducers affect multiple epidemiological components of *Plasmopara viticola* on grapevine leaves. *Plants* 12(16): 2938. <https://doi.org/10.3390/plants12162938>
- Taylor AS and Cook DC. 2018. An economic assessment of the impact on the Western Australian viticulture industry from the incursion of grapevine downy mildew. *Journal of Plant Diseases and Protection* 125(4): 397–403. <https://doi.org/10.1007/s41348-018-0152-x>
- Taylor AS. 2021. Downy mildew of grapevines. Department of Primary Industries and Regional Development: Agriculture and Food. <https://www.agric.wa.gov.au/table-grapes/downy-mildew-grapevines?page=0%2C1>
- Teissedre PL. 2018. Composition of grape and wine from resistant vines varieties. *Oeno One* 52(3): 211–217. <https://doi.org/10.20870/oenone.2018.52.3.2223>
- Thind TS, Arora JK, Mohan C and Raj P. 2004. Epidemiology of powdery mildew, downy mildew and anthracnose diseases of grapevine. *In: Naqvi SAMH*. (Ed.). *Diseases of Fruits and Vegetables Volume I*. Springer, Dordrecht. 621–638 pp. https://doi.org/10.1007/1-4020-2606-4_14
- This P, Lacombe T and Thomas MR. 2006. Historical origins and genetic diversity of wine grapes. *Trends in Genetics* 22(9): 511–519. <https://doi.org/10.1016/j.tig.2006.07.008>
- Toffolatti SL, Prandato M, Serrati L, Sierotzki H, Gisi U and Vercesi A. 2011. Evolution of Qol resistance in *Plasmopara viticola* oospores. *European Journal of Plant Pathology* 129: 331–338. <https://doi.org/10.1007/s10658-010-9677-y>

- Toffolatti SL, Maddalena G, Salomoni D, Maghradze D, Bianco PA and Failla O. 2016. Evidence of resistance to the downy mildew agent *Plasmopara viticola* in the Georgian *Vitis vinifera* germplasm. *Vitis* 55(3): 121-128. <https://doi.org/10.5073/vitis.2016.55.121-128>
- Toffolatti SL, de Lorenzis G, Costa A, Maddalena G, Passera A, Bonza MC, Pindo M, Stefani E, Cestaro A, Casati P, Failla O, Bianco PA, Maghradze D and Quaglino F. 2018a. Unique resistance traits against downy mildew from the center of origin of grapevine (*Vitis vinifera*). *Scientific Reports* 8(1): 1–11. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-30413-w>
- Toffolatti SL, Russo G, Campia P, Bianco PA, Borsa P, Coatti M, Torriani SFF and Sierotzki, H. 2018b. A time-course investigation of resistance to the carboxylic acid amide mandipropamid in field populations of *Plasmopara viticola* treated with anti-resistance strategies. *Pest management science* 74(12): 2822–2834. <https://doi.org/10.1002/ps.5072>
- Tonietto J and Pereira GE. 2011. The development of the viticulture for a high quality tropical wine production in the world. 17th GiESCO Meeting. <https://ainfo.cnptia.embrapa.br/digital/bitstream/item/131044/1/45754.pdf>
- Trouvelot S, Varnier AL, Allègre M, Mercier L, Baillieul F, Arnould C, Gianinazzi-Pearson V, Klarzynski O, Joubert JM, Pugin A and Daire X. 2008. A β -1, 3 glucan sulfate induces resistance in grapevine against *Plasmopara viticola* through priming of defense responses, including HR-like cell death. *Molecular Plant-Microbe Interactions* 21(2): 232–243. <https://doi.org/10.1094/MPMI-21-2-0232>
- Tylianakis JM, Didham RK, Bascompte J and Wardle DA. 2008. Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters* 11(12): 1351–1363. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01250.x>
- van den Bosch F, Paveley N, van den Berg F, Hobbelen P and Oliver R. 2014. Mixtures as a fungicide resistance management tactic. *Phytopathology* 104(12): 1264–1273. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-04-14-0121-RVW>
- Vercesi A, Toffolatti SL, Zocchi G, Guglielmann R and Ironi L. 2010. A new approach to modelling the dynamics of oospore germination in *Plasmopara viticola*. *European Journal of Plant Pathology* 128: 113–126. <https://doi.org/10.1007/s10658-010-9635-8>
- Vitalini S, Orlando F and Iriti M. 2020. Field study on the efficacy of plant activators against *Plasmopara viticola*. *Plant Fungal Research* 3(2): 2–7. <http://dx.doi.org/10.29228/plantfungalres.71>
- Wicks TJ, Hall BH and Somers A. 2005. First report of metalaxyl resistance of grapevine downy mildew in Australia. *In: The 15th Biennial Australasian Plant Pathology Society Conference Handbook*. Australasian Plant Pathology Society. Geelong, Australia.
- Wilcox WF, Gubler WD and Uyemoto JK. 2015. *Compendium of grape diseases, disorders, and pests*. APS Press. Second Edition. MN, USA. 232p.
- Wingerter C, Eisenmann B, Weber P, Dry I and Bogs J. 2021. Grapevine Rpv3-, Rpv10- and Rpv12-mediated defense responses against *Plasmopara viticola* and the impact of their deployment on fungicide use in viticulture. *BMC Plant Biology* 21(1): 1–17. <https://doi.org/10.1186/s12870-021-03228-7>
- Wurz DA, de Bem BP, Allebrandt R, Bonin B, Dalmolin LG, Canossa AT, Rufato L and Kretschmar AA. 2017. New wine-growing regions of Brazil and their importance in the evolution of Brazilian wine. *In BIO Web of Conferences (Vol. 9)*. EDP Sciences. <https://doi.org/10.1051/bioconf/20170901025>
- Yin L, An Y, Qu J, Li X, Zhang Y, Dry I, Wu H and Lu J. 2017. Genome sequence of *Plasmopara viticola* and insight into the pathogenic mechanism. *Scientific Reports*, 7: 1–12. <https://doi.org/10.1038/srep46553>
- Yu Y, Zhang Y, Yin L and Lu J. 2012. The mode of host resistance to *Plasmopara viticola* infection of grapevines. *Phytopathology* 102(11): 1094–1101. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-02-12-0028-R>
- Yu S, Li B, Guan T, Liu L, Wang H, Liu C, Zang C, Huang Y and Liang C. 2022. A comparison of three types of “vineyard management” and their effects on the structure of *Plasmopara viticola* populations and epidemic dynamics of grape downy mildew. *Plants* 11(16): 2175. <https://doi.org/10.3390/plants11162175>
- Zang C, Lin Q, Xie J, Lin Y, Zhao K and Liang C. 2020. The biological control of the grapevine downy mildew disease using *Ochrobactrum* sp. *Plant Protection Science* 56: 52–61. <https://doi.org/10.17221/87/2019-PPS>
- Zeng Q, Xie J, Li Y, Gao T, Zhang X and Wang Q. 2021. Comprehensive Genomic Analysis of the endophytic *Bacillus altitudinis* strain GLB197, a potential biocontrol agent of grape downy mildew. *Frontiers in Genetics* 12: 729603. <https://doi.org/10.3389/fgene.2021.729603>

- Zhang H, Kong F, Wang X, Liang L, Schoen CD, Feng J and Wang Z. 2017. Tetra-primer ARMS PCR for rapid detection and characterisation of *Plasmopara viticola* phenotypes resistant to carboxylic acid amide fungicides. *Pest Management Science* 73: 1655–1660. <https://doi.org/10.1002/ps.4506>
- Zhang X, Zhou Y, Li Y, Fu X and Wang Q. 2017. Screening and characterization of endophytic *Bacillus* for biocontrol of grapevine downy mildew. *Crop Protection* 96: 173–179. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2017.02.018>
- Zini E, Dolzani C, Stefanini M, Gratl V, Bettinelli P, Nicolini D, Betta G, Dorigatti C, Velasco R, Letschka T and Vezzulli S. 2019. R-loci arrangement versus downy and powdery mildew resistance level: a *Vitis* hybrid survey. *International Journal of Molecular Sciences* 20(14): 1–29. <https://doi.org/10.3390/ijms20143526>
- Zyprian E, Ochßner I, Schwander F, Šimon S, Hausmann L, Bonow-Rex M, Moreno-Sanz P, Grando MS, Wiedemann-Merdinoglu S, Merdinoglu D, Eibach R and Töpfer R. 2016. Quantitative trait loci affecting pathogen resistance and ripening of grapevines. *Molecular Genetics and Genomics* 291: 1573–1594. <https://doi.org/10.1007/s00438-016-1200-5>