

Perspectiva del uso de *Pseudomonas* spp. como biocontrol de fitopatógenos en cultivos de hortalizas en Colombia: una revisión sistemática

Perspective of the Use of *Pseudomonas* Spp. As Biocontrol of Phytopathogens in Vegetable Crops in Colombia: A Systematic Review

Stefany Motta Escobar^{ab}, Lizeth D. Salazar Cabezas^{ac}, Ligia C. Sánchez Leal^{ad}

^a Semillero Neonature Grupo Ceparium, Programa de Bacteriología y Laboratorio Clínico, Facultad de Ciencias de la Salud, Universidad Colegio Mayor de Cundinamarca, Colombia

^b smotta@unicolmayor.edu.co | <https://orcid.org/0000-0002-1963-5888>

^c ldanielasalazar@unicolmayor.edu.co | <https://orcid.org/0000-0003-2004-9584>

^d lconsuelosanchez@unicolmayor.edu.co | <https://orcid.org/0000-0001-7796-1326>

Citation: Motta Escobar, S., Salazar Cabezas, L. D., y Sánchez Leal, L. C. (2022). Perspectiva del uso de *Pseudomonas* spp. como biocontrol de fitopatógenos en cultivos de hortalizas en Colombia: una revisión sistemática. *Mutis*, 12(2).
<https://doi.org/10.21789/22561498.1862>

Recibido: 4 de octubre del 2021
Aceptado: 28 de febrero del 2022

Copyright: © 2022 por los autores. Licenciado para *Mutis*. Este artículo es un artículo de acceso abierto distribuido bajo los términos y condiciones de la licencia Creative Commons Attribution (<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>).

RESUMEN

Colombia ocupa el puesto 89 de 124 países que concentran la mayor cantidad de plagas, y los fitopatógenos fúngicos, por las condiciones climáticas que caracteriza la zona geográfica, son uno de los mayores problemas para los cultivos de hortalizas. El control biológico es una alternativa sustentable y prometedora al uso exclusivo de agroquímicos. En diversos estudios se ha observado que la bacteria *Pseudomonas* tiene un gran potencial biocontrolador para hongos fitopatógenos como *Fusarium* spp., *Sclerotinia sclerotiorum*, *Rhizoctonia* spp., entre otros, que causan pérdidas en la producción de hortalizas. Existen más de cien especies de *Pseudomonas* reportadas, de las cuales varias cepas han mostrado resultados prometedores. **Materiales y métodos:** en esta esta revisión sistemática se emplearon los lineamientos del sitio web Systematic Reviews and Meta-Analyses y se realizaron búsquedas en bases de datos y en páginas web de instituciones como Agrosavia, Agronet, el Instituto Colombiano Agropecuario (ICA), e Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales (IDEAM). **Resultados:** se obtuvo un total de 97 artículos publicados entre 1980 y 2021. Posterior a la aplicación de los criterios de inclusión y exclusión, se eliminaron 43 publicaciones, por lo que, en total, 54 publicaciones se incluyeron. **Discusión:** diversas cepas de *Pseudomonas* evidencian un potencial biocontrolador favorable que permite adoptar y desarrollar técnicas innovadoras para introducirse en el manejo de fitopatógenos. Sus propiedades, además de contrarrestar la enfermedad, favorecen el crecimiento y la productividad de las plantas. Varios estudios comprueban los mecanismos que expresan las *Pseudomonas* y el rol prometedor de la genómica en su potenciación. **Conclusiones:** el género *Pseudomonas* ha resultado ser efectivo como biocontrolador de fitopatógenos en cultivos de hortalizas, cuyos tratamientos con esta bacteria pueden llegar a reducir el uso de agroquímicos. Sin embargo, es necesario implementar nuevas estrategias e incentivar la investigación en este campo.

Palabras clave: control biológico; *Pseudomonas* spp.; fitopatógenos; hortalizas.

ABSTRACT

Colombia ranks 89th out of 124 countries with the highest concentration of pests, and fungal phytopathogens, due to the climatic conditions that characterize the geographical area, are one of the biggest problems for vegetable crops. Biological control is a sustainable and promising alternative to the exclusive use of agrochemicals. In several studies it has been observed that *Pseudomonas* bacteria have a great biocontrol potential for phytopathogenic fungi such as *Fusarium spp.*, *Sclerotinia sclerotiorum*, *Rhizoctonia spp.* among others, which cause losses in vegetable production. There are more than one hundred species of *Pseudomonas* reported, several of their strains have shown promising results. **Materials and methods:** in this systematic review the guidelines of the Systematic Reviews and Meta-Analyses website were used, and searches were conducted within databases and institutional web pages. **Results:** a total of 97 articles published between 1980 and 2021 were obtained. After applying the inclusion and exclusion criteria, 43 publications were eliminated, so that a total of 54 publications were included. **Discussion:** several strains of *Pseudomonas* show a favorable biocontrol potential that allows the adoption and development of innovative techniques that can be introduced in the management of phytopathogens. In addition to counteracting the disease, their properties favor plant growth and productivity. Several studies prove the mechanisms expressed by *Pseudomonas* and the promising role of genomics in their potentiation. **Conclusions:** the genus *Pseudomonas* has proven to be effective as a biocontroller of phytopathogens in vegetable crops, whose treatments with this bacterium can reduce the use of agrochemicals. However, it is necessary to implement new strategies and encourage research in this field.

Keywords: biological control; *Pseudomonas spp.*; phytopathogens; vegetables.

Introducción

De países que concentran la mayor cantidad de plagas y enfermedades en los cultivos agrícolas, Colombia ocupó el puesto 89, de 124 países, mostrando así un riesgo moderado de exposición (Ayala, 2016). La variedad de pisos térmicos permite la siembra de diversos cultivos: los departamentos de Cundinamarca, Boyacá, Nariño, y Antioquia se caracterizan por la producción de varios tipos de hortalizas como *Pisum sativum*, *Allium cepa*, *Lactuca sativa*, *Beta vulgaris*, *Cucumis sativus*, *Capsicum annum*, *Brassica oleracea var. capitata* y *Solanum lycopersicum* (Correa, 2020). Sin embargo, estos cultivos son muy sensibles a cambios climáticos como las fuertes lluvias, durante las cuales las enfermedades causadas por hongos presentan un incremento en la incidencia y la severidad, debido a que en ola invernal se presentan condiciones favorables para la diseminación y el desarrollo de algunos organismos patógenos, junto a las condiciones desfavorables de defensa de las plantas, que inducen pérdidas y en ocasiones hasta la ruina total de las cosechas (ICA, 2012).

Los fitopatógenos fúngicos son responsables de varias enfermedades en cultivos de hortalizas, como la marchitez de *Fusarium* en lechuga (Cucu *et al.*, 2018) y la pudrición del pie y la raíz de las plantas de tomate; el tizón, causada por *Phytophthora capsici*; el marchitamiento fúngico de *Rhizoctonia* de cultivos de lechuga (Chlebek *et al.*, 2020); el de *Pythium ultimum* en cultivos de remolacha (Delany *et al.*, 2001); la podredumbre negra de la raíz en cultivos de pepino; el marchitamiento por *Ralstonia solanacearum* (Zhou *et al.*, 2014), entre otras.

Fusarium spp. es un hongo que ataca las raíces y la base del tallo, causa deficiencia de nutrientes y marchitamiento, defoliación de las hojas, disminución en la tasa de fotosíntesis y reducción del crecimiento de la planta (Abo-Elyousr & El-Hendawy, 2008). Por otra parte, el *Sclerotinia sclerotiorum* se caracteriza por causar pudrición del tallo y los inóculos ascospóricos pueden producir niveles de infección significativos (Mukerji, K. 2004). Este hongo puede afectar la parte radicular y los pétalos de las flores (Fernando *et al.*, 2007). Estos mecanismos afectan fuertemente la producción de cosechas en los diferentes cultivos.

En Colombia, el manejo de fitopatógenos en cultivos de hortalizas se realiza desde cuatro enfoques: cultural, etológico, físico y químico (ICA, 2012), con medidas que van desde la enseñanza de los productores con las condiciones en las cuales deben realizar sus siembras, vigilando los sistemas de riego y brindando una lista de consejos para evitar la infección de los cultivos por parte de los diferentes agentes, incluidos insectos, bacterias y hongos. La implementación de medidas de tipo mecánico, térmico, colorimétrico y a la utilización de adherentes, barreras y trampas, y la aplicación de sustancias químicas pesticidas, que poco a poco se han ido reduciendo en cantidad para hacer un reemplazo progresivo de estos como tratamiento exclusivo, a un tratamiento conjunto al control biológico que ofrece mayores beneficios. Sin embargo, la adherencia al control biológico por parte de los agricultores aún es baja, en comparación a la adquisición de productos químicos tradicionales. De acuerdo con el Instituto Colombiano Agropecuario (ICA), para el 2018 se tenían registrados, al menos, 2 200 productos químicos para manejo agrícola y apenas 198 empresas autorizadas para la distribución de productos biológicos que comercializan insumos biológicos como promotores de crecimiento vegetal, extractos vegetales y agentes de control biológico. En comparación, los productos biológicos en Colombia tienen una participación de apenas el 10 % del total ofertado en el mercado incidiendo en que su aplicación en campo sea más escasa (Vinchira-Villarraga y Moreno-Sarmiento, 2019).

El control biológico es un método natural que se basa en implementar organismos vivos, los cuales tienen la capacidad de reducir la cantidad de inóculo de un fitopatógeno. Tiene dos objetivos principales: el primero es reemplazar o reducir el uso de plaguicidas químicos, y el segundo mitigar los efectos dañinos y así reducir pérdidas en cultivos (Vinchira-Villarraga y Moreno-Sarmiento, 2019). La rizosfera del suelo es rica en microorganismos benéficos capaces de suprimir los patógenos de las plantas y de promover su crecimiento (Dave *et al.*, 2020), y los agentes de control biológico son colonizadores competitivos que afectan indirectamente a los gremios funcionales en el entorno de la rizosfera (Cucu *et al.*, 2018). Las formulaciones de biocontrol se han diseñado para promover su supervivencia en el suelo, la colonización de la rizosfera, la producción de compuestos antimicrobianos y una supresión efectiva de enfermedades (Fuchs, 2000)

Una de las bacterias más conocidas por su efecto biocontrolador es *Pseudomonas* spp. un bacilo Gram negativo que comprende más de cien especies que fueron divididas por análisis de sus secuencias multilocus (Pérez *et al.*, 2015). Diversas cepas de *Pseudomonas* spp. han sido empleadas como controladores biológicos contra hongos fitopatógenos, y el estudio de los mecanismos por los cuales se clasifica como bacteria promotora del crecimiento, su caracterización genómica y las técnicas de cultivo son esenciales para trabajarla en plantaciones de hortalizas, las cuales representan un grupo heterogéneo de plantas ampliamente consumidas. Los ejemplos de *Pseudomonas fluorescens* de biocontrol son *P. aeruginosa*, *P. fluorescens*, *P. putida* y *P. syringae*. Otras pseudomonas con potencial son *P. chlororaphis*, *P. aurantiaca* y *P. aureofaciens*. Esta bacteria es aerobia, no fermenta la glucosa, posee flagelos pola-

res y reacción de catalasa positiva y la temperatura adecuada para su desarrollo es de 25 a 30 °C, aunque puede crecer desde 5 a 42 °C. También requiere un pH neutro, no crece en condiciones ácidas, tiene diversos mecanismos para realizar su función como controlador biológico, ha mostrado resultados efectivos en la colonización de la rizosfera, se adapta a diversos nichos y produce variedad importante de antibióticos (Felipe *et al.*, 2021) y sustancias promotoras de crecimiento (Mukerji K. 2004). *Pseudomonas* spp. cumple ciertas características para ser un buen biocontrolador: capacidad de adherirse a las partículas del suelo y proliferar en la rizosfera, capacidad de utilizar los exudados de las raíces y las semillas y la prototrofia, rápida colonización de la rizosfera, capacidad de crecer rápidamente y sensibilidad a la respuesta quimiotáctica a través de la motilidad. Esta bacteria compete para sobrevivir en el medio ambiente, se adapta a las diferentes condiciones del entorno, presenta un corto tiempo de regeneración, es de fácil multiplicación y producción en masa y produce una gran cantidad de metabolitos bioactivos (Mercado-Blanco, 2014; Chaudhari *et al.*, 2017; Moruzzi *et al.*, 2017). Utiliza dos mecanismos para estimular el crecimiento de las plantas, los directos y los indirectos; los primeros hacen referencia al resultado de la promoción directa sobre las plantas, mientras que los indirectos consisten en inhibir el funcionamiento de fitopatógenos.

Se ha observado que las PGPR (Rizobacterias Promotoras del Crecimiento Vegetal) poseen uno o ambos rasgos (Emmanuel & Babalola, 2020). También tienen la capacidad de solubilizar el fósforo existente en el suelo, lo cual realiza por medio de dos vías: la primera vía es la producción de ácido cítrico, oxálico y glucónico, lo que permite que el pH del suelo baje facilitando la solubilización del fósforo y su posterior liberación; la segunda vía es por medio de fosfatasas, que son enzimas que hidrolizan las uniones ésteres liberando los grupos fosfatos de la materia orgánica del suelo. La cantidad de fósforo producido por las dos vías permite que este elemento sea absorbido por el sistema radicular de la planta (Pérez *et al.*, 2015). *Pseudomonas* spp también produce sideróforos (Vinchira-Villarraga y Moreno-Sarmiento, 2019), cuya función depende de la planta, del fitopatógeno a controlar, la composición del suelo, la bacteria y la afinidad del sideróforo por el hierro; estos captan el hierro del suelo actuando como sistemas de transporte del elemento hacia las bacterias benéficas, disminuyendo a su vez su disponibilidad para los patógenos. Las plantas no se ven afectadas por el secuestro de hierro por parte de las *Pseudomonas*, en tanto estas son capaces de crecer en medios con concentraciones de Fe^{3+} mucho menores que los microorganismos; además, algunas son capaces de utilizar los complejos Fe^{3+} -sideróforo bacterianos (Santoyo *et al.*, 2010; Aguado-Santacruz *et al.*, 2021). Los sideróforos pueden, por sí mismos, actuar como activadores eficientes de los sistemas de resistencia sistémica inducida en las plantas (Vinchira-Villarraga y Moreno-Sarmiento, 2019).

Diversas cepas producen variedad de sideróforos como la ferribactina y pseudobactina, que son de tipo hidroxamato. Enzimas líticas como las autolisinas que digieren compuestos de la pared celular bacteriana, entre las que destacan *N*- acetilmuramidasa, *N*- acetilglucosaminidasa, *N*- acetilmuramyl-1-alanina amidasa y endopeptidasa (Santoyo *et al.*, 2010; Mishra y Arora, 2011; Chaudhari *et al.*, 2017; Aguado-Santacruz *et al.*, 2021). Estas cepas también producen compuestos volátiles, enzimas hidrolíticas, exopolisacáridos, bacteriocinas, sustancias promotoras del crecimiento vegetal y sustancias antimicrobianas tales como cianuro de hidrógeno, que es un metabolito secundario tóxico volátil, ya que inhibe las metaloenzimas, en especial las citocromo-C oxidasas (Chaudhari *et al.*, 2017; Strano *et al.*, 2017). El 2,4-diacetilfloroglucinol, producido por las cepas Pf-103, Pf-173, Pf-193 (Negi *et al.*, 2010) y F113 (Delany *et al.*, 2001), es un antibiótico que detiene el gradiente de protones en

la membrana mitocondrial dañando al fitopatógeno (Yanez, 2014). La actividad antimicrobiana de este antibiótico estimula la producción de una ramificación abundante en las hifas generando que estas se enrollen y se engruesen (Zohara *et al.*, 2016; Sandani *et al.*, 2019). Otras sustancias como la pioluteorina y pirrolnitrina atacan la membrana celular e intervienen como inhibidores de la cadena de transporte de electrones, siendo liberadas después de la lisis celular (Zhou *et al.*, 2014; Negi *et al.*, 2010). Y fenazinas, que son compuestos con cualidades antimicrobianas por su capacidad redox (Hultberg *et al.*, 2011).

Diversas cepas de *P. chlororaphis*, como la O6 produce ácido fenazina-1-carboxílico, y el aislado de *P. chlororaphis* GP72 produce una 2-hidroxifenazina dominante antifúngica. (Anderson & Kim, 2018). Los derivados de fenazina más comunes producidos por *Pseudomonas* son piocianina, ácido fenazina-1-carboxílico, fenazina-1-carboxamida y varias hidroxifenazinas (Chaudhari *et al.*, 2017), también tropolona, y lipopéptidos cíclicos, los cuales están involucrados en la motilidad del enjambre, siendo fundamentales para la formación de biopelículas (Berry *et al.*, 2010; Hultberg *et al.*, 2011); además, cuentan con actividad antimicrobiana.

Las acil homoserina lactonas, son moléculas de señal de detección de quórum canónico que intervienen en los mecanismos de bioluminiscencia, motilidad de enjambre, diferenciación y desarrollo de biopelículas, producción de metabolitos secundarios, expresión de genes de conjugación y virulencia. Se ha observado que estas moléculas son de gran importancia ya que intervienen en la producción de antibióticos. La cepa *Pseudomonas chlororaphis subsp. aurantiaca* PB-St2 posee estas moléculas, las cuales se relacionan con su potencial biocontrolador. (Bauer *et al.*, 2016). Diversas especies de *Pseudomonas* producen hormonas de crecimiento vegetal como ácido indolacético (IAA), que mejora el crecimiento de las plantas. *P. aeruginosa* PUPa3 produce ácido indolacético y también presenta actividad antagónica contra varios hongos fitopatógenos. Sus mutantes defectuosos de IAA no suprimen la enfermedad tan eficazmente como las de tipo salvaje (Dave *et al.*, 2020).

Pseudomonas fluorescens son las más estudiadas y han surgido como el grupo más grande y potencialmente más conveniente de rizobacterias promotoras del crecimiento de las plantas involucradas en el control biológico de enfermedades. Su pigmento fluorescente se denomina pioverdina, el cual puede tener una reacción antibiótica (Álvarez *et al.*, 2020; Aguado-Santacruz *et al.*, 2021). Además, realiza funciones como eliminar indirectamente los fitopatógenos fúngicos impidiendo que el hierro no esté disponible para su crecimiento y proliferación debido a su acción quelante en el suelo rizosférico (Chaudhari *et al.*, 2017). Esta bacteria se encuentra ampliamente en los suelos de cultivos colombianos y no es formadora de esporas, lo cual ha dificultado su formulación comercial (Álvarez *et al.*, 2020)

Materiales y métodos

Para la realización de esta revisión sistemática se emplearon los lineamientos del sitio web Systematic Reviews and Meta-Analyses (PRISMA) para generar una entrega de información clara y precisa a todo lector. Se realizaron búsquedas en bases de datos como EBSCO host, ProQuest Ebook Central, Taylor & Francis Online, SciELO, ScienceDirect, Sfam journals, Springer, entre otras. En páginas web de instituciones como el ICA, el IDEAM y AgroNet; para esto se utilizaron los términos “biological control” “*Pseudomonas spp*” “vegetables” con el fin de recopilar informa-

ción suficiente sobre las técnicas usadas en investigación para introducir el control biológico en los cultivos, siendo esto una alternativa sustentable para el medio ambiente. Partiendo de la pregunta ¿qué mecanismos de biocontrol están empleando *Pseudomonas spp.*?, se hizo una revisión y recopilación de información que incluyó desde los primeros ensayos, sus resultados y las posibilidades de adoptar estos nuevos sistemas en cultivos de hortalizas.

Criterios de inclusión

Selectividad: se realizó una selección inicial con literatura que incluyera todo tipo de información sobre control biológico con *Pseudomonas spp.*

Cumplimiento de las pautas de búsqueda: se generó una base de datos con toda la literatura que resultaba de utilizar las palabras clave “control biológico” “fitopatógenos” “*Pseudomonas spp.*”, “cultivos de hortalizas” y “hortalizas”. Se seleccionaron los artículos científicos, libros y tesis en español e inglés, que contenían información sobre las cepas más utilizadas de *Pseudomonas spp.*, sola o en combinación con otros microorganismos como biocontrol sobre cultivos de hortalizas contra fitopatógenos fúngicos, sus mecanismos de acción y técnicas de aplicación en una amplia variedad de cultivos de hortalizas.

Criterios de exclusión

Lapso: para sentar un precedente de algunos de los primeros ensayos y los más actuales realizados con biocontroladores, se seleccionó toda la literatura publicada o no entre los años 1980 y 2021, que cumpliera con los criterios de inclusión.

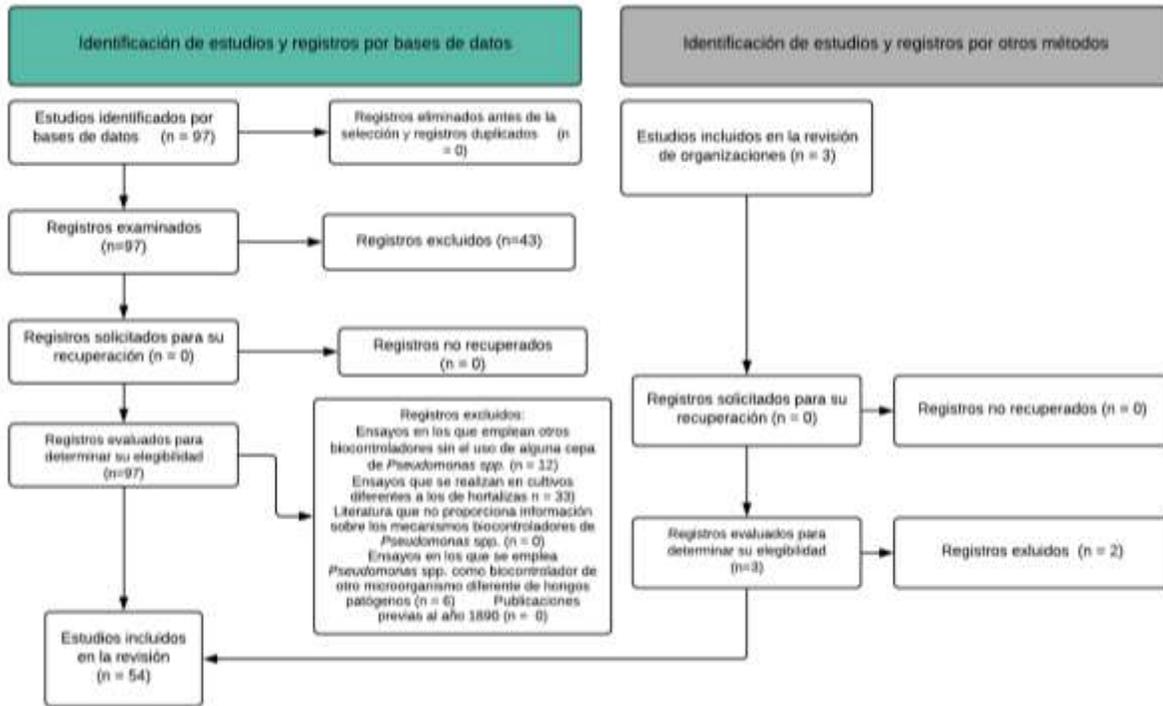
Selección definitiva: teniendo en cuenta cada revisión y la base de datos, se realiza la selección de la literatura a utilizar, excluyendo aquella que no cumplía con los siguientes criterios:

- Ensayos en los que emplean otros biocontroladores sin el uso de alguna cepa de *Pseudomonas spp.*
- Ensayos que se realizan en cultivos diferentes a los de hortalizas
- Literatura que no proporciona información sobre los mecanismos biocontroladores de *Pseudomonas spp.*
- Ensayos en los que se emplea *Pseudomonas spp.* como biocontrolador de otro microorganismo diferente de hongos patógenos

Resultados

De acuerdo con el protocolo realizado para el diagrama de seguimiento descrito en la figura 1, proporcionada por la página de PRISMA, se obtuvo un total de 94 artículos publicados entre los años 1980 a 2021. Posterior a la aplicación de los criterios de inclusión y exclusión, se eliminaron 43 publicaciones, quedando un total de 51 publicaciones comprendidas entre los años 1993 a 2021, que se incluyeron en la revisión sistemática.

Figura 1. Esquema del protocolo de búsqueda y seguimiento para identificación de la bibliografía óptima para la revisión sistemática. Marzo de 2021.



Fuente: elaboración propia..

Discusión

En las últimas décadas, con el sobrecrecimiento poblacional, se ha evidenciado la necesidad de abordar la problemática medioambiental que ha resultado de las actividades humanas. La agricultura representa una actividad fundamental para la supervivencia del hombre, proporcionando uno de los grupos nutricionales más importantes, y en Colombia representa una fuente de ingresos sólida que ha permitido su desarrollo económico y su ingreso al mercado internacional. Sin embargo, estos pueden verse afectados por diversas plagas que intervienen tanto en el consumo como en su comercialización, provocando afecciones en la salud humana y animal, y pérdidas importantes para los productores. Para contrarrestar ello, los agroquímicos se han empleado como una forma de abordar estas plagas, pareciendo el crecimiento de los cultivos, mejorando su productividad, disminuyendo la pérdida de cosechas y generando un costo asequible para el productor. Sin embargo, también intervienen en los ciclos biogeoquímicos por acumulación de compuestos orgánicos como el carbono, el nitrógeno, el fósforo y el azufre, y de otros químicos tóxicos. Se ha comprobado que estos compuestos químicos tienen diversas consecuencias negativas en el ambiente, así como en la salud humana (Santoyo *et al.*, 2010), destrucción en la biodiversidad, contaminación del aire y el agua, salinización del suelo, reducción de organismos polinizadores y resistencia microbiana a plaguicidas.

En los últimos años, los gobiernos de diferentes países han implementado legislaciones estrictas sobre el tratamiento a base de químicos (Rodríguez *et al.*, 2020), provocando la necesidad de indagar nuevas formas

sustentables que actúen frente a estos microorganismos patógenos sin alterar la composición del suelo, su microbiota y sin generar problemas en salud pública y medioambiental.

Los fungicidas químicos son caros, tóxicos, peligrosos y contaminantes. Por ende, la estrategia de biocontrol es la mejor alternativa para combatir los patógenos en comparación con el uso de productos químicos que no son ecológicos, muestran toxicidad y hacen que el suelo sea infértil. Este se manifiesta como una de las estrategias más prometedoras para reducir la incidencia de las enfermedades, aumentando así la productividad agrícola (Dave *et al.*, 2020). Varias enfermedades transmitidas por el suelo son imposibles de controlar con fungicidas, por lo que una alternativa a los tratamientos químicos es la aplicación de microorganismos beneficiosos para las plantas como agentes de control biológico, ya que pueden promover el crecimiento de estas y su tolerancia a las enfermedades (Kamou *et al.*, 2019). Sin embargo, su establecimiento en un nuevo sistema de suelo es un proceso complejo que puede perturbar los microorganismos autóctonos que desempeñan funciones cruciales en los ciclos de nutrientes esenciales (Cucu *et al.*, 2018).

Algunos autores postulan el uso conjunto de varios microorganismos con potencial biocontrolador para maximizar su efecto, aplicando diferentes microorganismos e incluyendo *Pseudomonas* spp. Al hacerlo no se observa ningún efecto secundario en la microbiota nativa del suelo; por el contrario, se favorece su proliferación y muestra una homogeneidad temporal importante en el número de grupos de microorganismos presentes en el suelo (Cucu *et al.*, 2018). También aumenta la absorción de fósforo y reduce la mortalidad de las raíces de las plantas inoculadas con el microorganismo patógeno (Großkinsky *et al.*, 2016). La aplicación de combinaciones de biocontroladores o BCA, entre estas *Pseudomonas* spp. también favorece un mayor desarrollo y proliferación de cepas nativas de este género. Al utilizar mezclas de cepas de rizobacterias promotoras de crecimiento se evidencia una supresión contra varios patógenos fúngicos, ya que las cepas tienen diferentes patrones de colonización y condiciones de supervivencia, actuando mediante diversos mecanismos de biocontrol (Singh & Siddiqui, 2014). A su vez, al realizar la mezcla de bacterias PGPR con *Pseudomonas fluorescens* como biocontrol en cultivos de tomate y pimiento previamente atacados por *Fusarium* y *Rhizoctonia*, se suprime el ataque de los fitopatógenos (Domenech *et al.*, 2006).

Técnicas para introducir el biocontrol en cultivos de hortalizas, y cepas de *Pseudomonas* con potencial biocontrolador

Diversos estudios han investigado el momento ideal para realizar la inoculación del preparado con el biocontrol, dando como resultado que los períodos más importantes para el uso eficaz de un agente de control biológico son durante la germinación de la semilla y las etapas iniciales del crecimiento de la planta cuando se trata de enfermedades tempranas transmitidas por el suelo (Naseby *et al.*, 1998). El uso de semillas en los ensayos *in vivo* demostraron que, al tratarse con biocontroladores, tenían un porcentaje mayor de germinación con relación a las no tratadas (Izzeddin y Medina, 2011). Debido a las restricciones en el uso de productos químicos en las cosechas, los tratamientos de control biológico pueden ser especialmente útiles contra las enfermedades poscosecha (Khalil *et al.*, 2016). El conocimiento de estas técnicas es importante al momento de decidir la cepa que se utilizará y las ventajas que ofrece de acuerdo con el tiempo de cultivo en el que se quiera introducir; así mismo, es importante conocer la

forma en la que actúa cada cepa y qué utilidad ofrece de acuerdo con el hongo que se quiera atacar.

Las PGPR activan la inducción de resistencia sistémica la cual está asociada a la acumulación de proteínas relacionadas con la patogénesis, entre las que destacan enzimas líticas involucradas con la defensa de la planta como la quitinasa y β -1,3- glucanasa (Fernando *et al.*, 2007). En su estudio, la cepa 7NSK2 de *Pseudomonas aeruginosa* incrementó los niveles de ácido salicílico en las hojas, activando la vía de resistencia sistémica, la cual se activa tras la colonización de las raíces de las plantas por rizobacterias y hongos no patógenos. Los organismos no patógenos que provocan ese tipo de resistencia en las plantas potencian las estrategias de defensa del huésped, lo que conduce a reacciones más fuertes y rápidas ante futuras amenazas (Duke *et al.*, 2017). La inducción de la resistencia por parte de las pseudomonas fluorescentes es un mecanismo adicional mediante el que estas bacterias protegen a varias plantas de cultivo contra plagas y enfermedades.

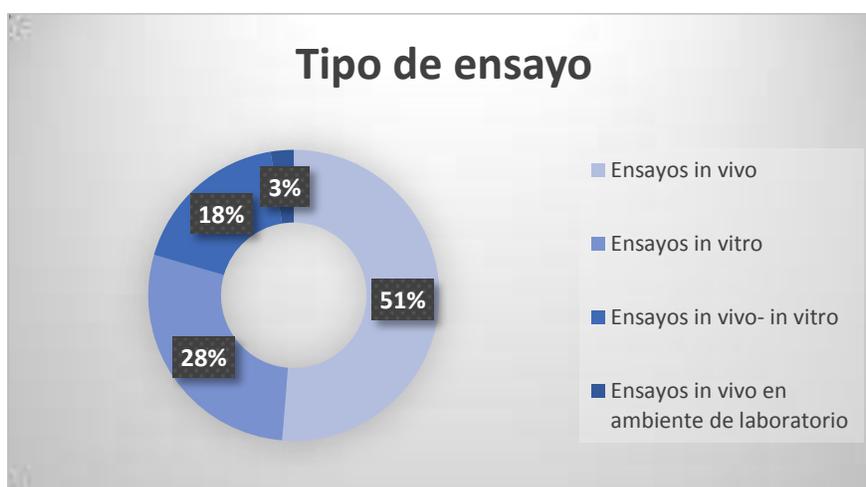
P. putida muestra un enorme potencial como BCA, ya que controla una serie de enfermedades importantes de los cultivos, tiene un tiempo de generación corto, coloniza las plantas y su entorno, y promueve su crecimiento (Anand *et al.*, 2010; Oliver *et al.*, 2019). *P. fluorescens* BRZ63 recubre las raíces de las plantas formando un biofilm que puede proteger las raíces contra los patógenos bacterianos y fúngicos del suelo; también permite realizar una competición en colonización radicular. Presenta capacidad de producir exopolisacáridos, sideróforos, endoglucanasa, quitinasa, proteasa, desaminasa y amoníaco (Chlebek *et al.*, 2020).

Las comunidades de hongos del suelo en la rizosfera del pepino donde se encontró *P. fluorescens* 2P24 mostró cualidades inhibitoras de patógenos como *R. solanacearum*, *F. oxysporum* y *R. solani* mediante el mecanismo de colonización de raíces y biocontrol. Se observó la producción de compuestos antifúngicos, como el antibiótico DAPG, cianuro de hidrógeno, sideróforo y proteinasa extracelular. *P. fluorescens* 2P24 se consideró como una cepa productora de DAPG ideal. Con el paso de los años, se observó que esta cepa tenía un sistema de detección de quórum, y estaba relacionado con la formación de biopelículas, colonización y actividad biocontroladora (Yin *et al.*, 2013). Con inoculaciones de la cepa *P. fluorescens* 2P24, encontrándose que la microbiota fúngica se veía afectada ante el crecimiento de la *Pseudomona* (Gao *et al.*, 2012). La cepa de *P. fluorescens* CHA0 puede estar en un alto número de células, incluso en capas más profundas del suelo, lo cual favorece su supervivencia aún en condiciones desfavorables, permitiendo que su crecimiento y extensión en la rizosfera sea mayor (Troxler *et al.*, 2012). La cepa *P. chlororaphis* 4.4.1 puede coinocularse con abonos orgánicos para mejorar su efectividad, en los ensayos se ven aumentados el número de plantas del tomate sanas hasta un 80 % (Postma & Nijhuis, 2019). Las cepas. *P. fluorescens* SPs9 y SPs20 son productoras de sideróforos contra *Fusarium*, la cepa SPs9 tiene un efecto biocontrolador del 100 % y estimula el crecimiento de la planta y la cepa SPs20 tiene el 75 % de efecto biocontrolador (Arya *et al.*, 2018). *P. chlororaphis* subsp. aurantiaca PB-St2 tiene actividad antifúngica mediante la producción de ácido fenazina-1-carboxílico y 2-hidroxifenazina, produce el lipopéptido WLIP, cianuro de hidrógeno y C6-homoserina lactona, y posee la capacidad de producir el metabolito antifúngico pirrolnitrina y sideróforos de tipo acromobactina y pioverdina. (Bauer *et al.*, 2016)

Tipo de ensayo realizado en cultivos de hortalizas

Los ensayos *in vitro* realizados en el laboratorio permiten tener el control sobre diferentes variables que puedan afectar los resultados del experimento; sin embargo, estos pueden llegar a sesgar un poco los resultados al momento de introducirlos en condiciones reales. (Fina, Lombarte, & Rigalli, 2013). Por su parte, los ensayos realizados en campo, en condiciones *in vivo*, permiten evaluar de forma precisa el comportamiento de la bacteria con la rizosfera del suelo, y la de los fitopatógenos que lo afectan, determinando su efecto biocontrolador. A su vez, permite observar si el uso de este microorganismo puede llegar a tener un efecto negativo en el cultivo o en su microambiente. El uso conjunto de estos estudios es fundamental para conocer los desafíos que existen en la aplicación del control biológico para dar manejo a fitopatógenos fúngicos. En la revisión bibliográfica realizada, se observó que la mayoría de los ensayos se realizaban *in vivo*, y un porcentaje representativo de esto, realizaba ensayos en ambas condiciones, como se evidencia en la figura 2.

Figura 2. Comparación del tipo de ensayo realizado en las investigaciones incluidas en la revisión bibliográfica. Diciembre de 2021.



Fuente: elaboración propia.

Rol de la genética y biología molecular en la comprensión y mejoramiento del efecto biocontrolador de la bacteria *Pseudomonas*

El auge y mejoramiento de las técnicas moleculares ha permitido ahondar en ensayos con los que se compara la productividad de las cepas de tipo salvaje con las cepas mutantes. Esto permite evaluar el rol de diversos genes en la expresión de los fenotipos que intervienen en el funcionamiento de los mecanismos de biocontrol y desarrollar cepas de *Pseudomonas* con mecanismos mejorados que aseguren la eficiencia del tratamiento en los diversos cultivos. Se han propuesto modificaciones genéticas para mejorar el rendimiento del biocontrol de las *Pseudomonas* de tipo salvaje (Naseby *et al.*, 1998); sin embargo, es necesario un conocimiento integral de las consecuencias ecológicas que conlleva la inoculación de cepas de biocontrol en el suelo. En su estudio, al aplicar la cepa F113 de *Pseudomonas fluorescens* y evaluar la afectación de la producción enzimática por la

inoculación del biocontrolador, se observó que el tratamiento no tenía un impacto significativo en las dinámicas de funcionamiento del ecosistema. *P. fluorescens* BNM296 presenta genes que exhiben su habilidad de producir los antibióticos pirrolnitrina y pioluteorina, y sideróforos. Cincuenta y un aislados de esta bacteria logran inhibir fitopatógenos fúngicos (Dave *et al.*, 2020). La cepa *P. fluorescens* CHA0 es un eficaz agente de biocontrol de las enfermedades de las raíces causadas por hongos patógenos por la producción de antibióticos que contribuyen de forma esencial a la supresión de patógenos. Mediante la evaluación del factor sigma RpoN (σ 54) en la regulación de la producción de antibióticos y la actividad de biocontrol en *P. fluorescens* se observó que el mutante presentaba un crecimiento retardado, estaba afectado en la utilización de varias fuentes de carbono y nitrógeno, y era más sensible al estrés salino; adicionalmente, era defectuoso a flagelos y mostraba una reducción drástica de los movimientos de natación y enjambre. (Péchy-Tarr *et al.*, 2005).

La cepa EM85 es fuertemente antagonista de *R. solani* mediante la producción de HCN, sideróforos, pigmentos fluorescentes y antibióticos antifúngicos. La mutagénesis Tn5::lacZ del aislado EM85 dio lugar a la producción de una serie de mutantes con producción alterada de todos los compuestos (Pal *et al.*, 2000). A su vez, se puede recurrir al abordaje de enfoques genéticos para mejorar la capacidad de biocontrol de cepas de *Pseudomonas*, las cepas F113: *P. fluorescens* F113Rif (pCU8.3) y *P. fluorescens* F113Rif (pCUP9), modificadas genéticamente para mejorar la producción del gen Phl, las cuales demostraron ser tan eficaces en el control de la enfermedad como el tratamiento fungicida propio (Delany *et al.*, 2001). La cepa de *P. fluorescens* WCS365 actúa mediante mecanismos de resistencia sistémica inducida. Y el biocontrol de la cepa de *P. chlororaphis* PCL1391 está mediado por la producción del metabolito antifúngico fenazina-1-carboxamida (PCN), así como la eficaz colonización radicular. Los derivados mutantes que no producen este compuesto no suprimen la enfermedad (Bolwerk *et al.*, 2003). Estos cambios mutacionales, en general, resultan en cambios de expresión fenotípica que pueden llegar a permitir el mejoramiento del mecanismo biocontrolador, ya sea por expresión o supresión génica, con una mayor limitación de los patógenos en las plantas.

Posibilidades de reducir o reemplazar el uso de pesticidas en la agricultura moderna

Como se mencionó anteriormente, los efectos negativos de los pesticidas han llevado a la necesidad de investigar nuevas alternativas sustentables. Los plaguicidas químicos no suprimen eficazmente la enfermedad fúngica, efecto que sí logran los biopesticidas como *P. fluorescens* WCS365 y *P. chlororaphis* PCL1391 (Bolwerk *et al.*, 2003). En varias estrategias de manejo de enfermedades, la adición de fungicidas a dosis reducidas en combinación con agentes de biocontrol ha mejorado significativamente el control de la enfermedad, en comparación con los tratamientos con el agente de biocontrol solo (Anand *et al.*, 2010). Se ha podido demostrar que el uso de estos agentes biocontroladores puede recuperar la planta, aún cuando ésta ya había sido infectada por algún patógeno (Izzeddin y Medina, 2011). Las PGPR tienen una cualidad importante como biocontroladoras ya que le ofrecen a la planta hospedadora tolerancia a ambientes extremos, como lo son sequías, metales tóxicos, salinidad y heridas en sus tejidos (Yanez, 2014). Permitiendo así que los cultivos tratados aumenten su rendimiento en la cosecha sin alterar la microbiota nativa del suelo, además de que no generan daños adversos a la salud y al medio ambiente, y controlan la disminución de productividad de los

cultivos y la resistencia a las plagas por el uso indiscriminado de agroquímicos (Chaudhari *et al.*, 2017). Un ejemplo de ello es la aplicación de *P. fluorescens* y *P. putida*, las cuales logran revertir los efectos negativos de estrés hídrico en cultivos de arvejas (Yanez, 2014).

El control biológico ha resultado ser una medida eficiente, incluso en otros sistemas de cultivo como los de tipo hidropónico. Los sistemas hidropónicos sin suelo son muy adecuados para la producción de muchos cultivos, incluidas las hortalizas de hoja, y su característica principal es la posibilidad de controlar todos los factores ambientales (Moruzzi *et al.*, 2017). Debido a la limitada disponibilidad de fungicidas sintéticos registrados para sistemas sin suelo, es necesario evaluar la eficacia de medidas alternativas de control de enfermedades, entre estos el biocontrol, el cual se considera una alternativa potencialmente sólida al uso de plaguicidas químicos y puede ser eficaz también en sistemas sin suelo, especialmente contra *Pythium* spp., *Phytophthora* spp. y *Fusarium* spp. (Gilardi *et al.*, 2020) Las condiciones hidropónicas no cambian significativamente los mecanismos involucrados en el control biológico (Moruzzi *et al.*, 2017)

Conclusiones

De acuerdo con la revisión bibliográfica revisada, se llegó a la conclusión de que la cantidad de publicaciones obtenidas para el control biológico con diferentes cepas de *Pseudomonas* spp. era mucho menor en cultivos de hortalizas, que en otros cultivos. El lapso fue favorable, obteniendo todas las publicaciones posteriores al año 1980, razón por la cual la información que se aporta sobre el tema permite tener un amplio panorama sobre el uso de este microorganismo como controlador biológico en el tiempo.

En general, los resultados de los estudios analizados son prometedores y el control biológico con *Pseudomonas* es una opción sustentable para reducir o reemplazar el uso de agroquímicos, cuya bacteria presenta un amplio número de ventajas para introducirla en el suelo y en otros sistemas de cultivos. Los efectos de las *Pseudomonas* en el suelo no solo reducen la afectación de las cosechas por parte de los patógenos, sino que también mejoran su productividad y ofrecen productos que no afectan la salud de los consumidores, por lo cual es importante introducir a los agricultores colombianos en programas de manejo de controladores biológicos en cultivos de hortalizas con *Pseudomonas* spp., teniendo una evidencia internacional fuerte de ensayos *in vivo* realizados en campo con resultados muy prometedores, permitiendo que estos conozcan de los efectos adversos del uso de los tratamientos convencionales de su preferencia y tengan convicción, basada en la evidencia de adoptar el mecanismo de control biológico como una estrategia de primera elección que recomendarían a otros agricultores.

Las modificaciones genéticas de las cepas actualmente disponibles representan un campo de acción amplio y potencial para reforzar los mecanismos biocontroladores por parte de la bacteria, generando un aporte significativo a la disminución de la contaminación medioambiental tan fuerte que se evidencia actualmente. Este enfoque debe ser fuertemente estudiado, ofreciendo una amplia brecha para futuras investigaciones. Así mismo, es importante incentivar la investigación en Colombia para establecer la viabilidad de ensayos *in vivo* en los cultivos nacionales con productos a base de cepas de *Pseudomonas* spp.

Referencias

Abo-Elyousr, K. & El-Hendawy, H. (2008). Integration of *Pseudomonas fluorescens* and acibenzolar-S-methyl to control bacterial spot disease of tomato. *Crop Protection*, 27(7), 1118-1124. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2008.01.011>

Aguado-Santacruz, G., A., Moreno-Gómez, B., Jiménez-Francisco, B., García-Moya, E. y Preciado-Ortiz, R., E. (2012). Impacto de los sideróforos microbianos y fitosidóforos en la asimilación de hierro por las plantas: una síntesis. *Revista fitotecnia mexicana*, 35(1), 9-21. <https://doi.org/10.35196/rfm.2012.1.9>

Álvarez, J., Santoyo, G. y Rocha, M. (2020). *Pseudomonas fluorescens*: Mecanismos y aplicaciones en la agricultura sustentable. *Revista Latinoamericana De Recursos Naturales*, 16(1), 1-10. <https://doi.org/10.33154/rln.2020.01.01>

Anand, T., Chandrasekaran, A., Kuttalam, S., Senthilraja, G., & Samiyappan, R. (2010). Integrated control of fruit rot and powdery mildew of chilli using the biocontrol agent *Pseudomonas fluorescens* and a chemical fungicide. *Biological Control*, 52(1), 1-7. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2009.09.010>

Anderson, A., & Kim, Y. (2018). Biopesticides produced by plant-probiotic *Pseudomonas chlororaphis* isolates. *Crop Protection*, 105, 62-69. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2017.11.009>

Arya, N., Rana, A., Rajwar, A., Sahgal, M. & Sharma, A. (2018). Biocontrol Efficacy of Siderophore Producing Indigenous *Pseudomonas Strains* Against Fusarium Wilt in Tomato. *National Academy Science Letters*, 41(3), 133-136. <https://doi.org/10.1007/s40009-018-0630-5>

Bauer, J., Hauck, N., Christof, L., Mehnaz, S., Gust, B. & Gross, H. (2016). The Systematic Investigation of the Quorum Sensing System of the Biocontrol Strain *Pseudomonas chlororaphis* subsp. aurantiaca PB-St2 Unveils a Novel Biosynthetic Origin for 3-Oxo-Homoserine Lactones. *PLOS ONE*, 11(11). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0167002>

Berry, C., Fernando, W., Loewen, P. & de Kievit, T. (2010). Lipopeptides are essential for *Pseudomonas* sp. DF41 biocontrol of *Sclerotinia sclerotiorum*. *Biological Control*, 55(3), 211-218. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2010.09.011>

Bolwerk, A. et al. (2003). Interactions in the tomato rhizosphere of two *Pseudomonas* biocontrol strains with the phytopathogenic fungus fusarium oxysporum f. sp. radicis-lycopersici: MPMI. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 16(11), 983-993. <https://doi.org/10.1094/MPMI.2003.16.11.983>

Chaudhari B.L., Patil S.N., Paradeshi J.S., Chaudhari M.A. & Chaudhari C.S. (2017) Premier Biocontrol Traits of Pseudomonads: Siderophores, Phenazines or What Else? Microorganisms for Sustainability. https://doi.org/10.1007/978-981-10-6241-4_18

Chlebek, D., Pinski, A., Żur, J., Michalska, J. & Hupert-Kocurek, K. (2020). Genome Mining and Evaluation of the Biocontrol Potential of *Pseudomonas fluorescens* BRZ63, a New Endophyte of Oilseed Rape (*Brassica napus* L.) against Fungal Pathogens. *International Journal Of Molecular Sciences*, 21(22), 8740. <https://doi.org/10.3390/ijms21228740>

Correa É. (Mar.25,2020). La hora de las hortalizas. Agronegocios. <https://cutt.ly/IAqMrr9>

Cucu, M., Gilardi, G., Pugliese, M., Matić, S., Gisi, U., Gullino, M. & Garibaldi, A. (2018). Influence of different biological control agents and compost on total and nitrification-driven microbial communities at rhizosphere and soil level in a lettuce -*Fusarium oxysporum*f. sp. lactucaepathosystem. *Journal of Applied Microbiology*, 126(3), 905-918. <https://doi.org/10.1111/jam.14153>

Dave, K., Gothwal, R., Singh, M. & Joshi, N. (2020). Facets of rhizospheric microflora in biocontrol of phytopathogen *Macrophomina phaseolina* in oil crop soybean. *Archives Of Microbiology*, 203(2), 405-412. <https://doi.org/10.1007/s00203-020-02046-z>

Delany, I., Walsh, U., Ross, I., Fenton, A., Corkery, D. & O'Gara, F. (2001). Enhancing the biocontrol efficacy of *Pseudomonas fluorescens* F113 by altering the regulation and production of 2,4-diacetylphloroglucinol. *Plant And Soil*, 232(1/2), 195-205. https://doi.org/10.1007/978-94-010-0566-1_19

Domenech, J., Reddy, M., Klopper, J., Ramos, B. & Gutierrez-Mañero, J. (2006). Combined Application of the Biological Product LS213 with *Bacillus*, *Pseudomonas* or *Chryseobacterium* for Growth Promotion and Biological Control of Soil-Borne Diseases in Pepper and Tomato. *Biocontrol*, 51(2), 245-258. <https://doi.org/10.1007/s10526-005-2940-z>

Duke, K., Becker, M., Girard, I., Millar, J., Dilantha Fernando, W., Belmonte, M. & de Kievit, T. (2017). The biocontrol agent *Pseudomonas chlororaphis* PA23 primes *Brassica napus* defenses through distinct gene networks. *BMC Genomics*, 18(1). <https://doi.org/10.1186/s12864-017-3848-6>

Emmanuel, O. & Babalola, O. (2020). Productivity and quality of horticultural crops through co-inoculation of arbuscular mycorrhizal fungi and plant growth promoting bacteria. *Microbiological Research*, 239, 126569. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2020.126569>

Felipe, V., Bianco, M., Terrestre, M., Mielnichuk, N., Romero, A. y Yaryura, P. (2021). Control biológico de la mancha bacteriana del tomate mediante cepas novedosas de *Bacillus* y *Pseudomonas*. *Revista europea de patología vegetal*, 160(4), 935-948. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2006.04.007>

Fernando, W., Nakkeeran, S., Zhang, Y. & Savchuk, S. (2007). Biological control of *Sclerotinia sclerotiorum* (Lib.) de Bary by *Pseudomonas* and *Bacillus* species on canola petals. *Crop Protection*, 26(2), 100-107.

Fina, B., Lombarte, M. y Rigalli, A. (2013). Investigación de un fenómeno natural: ¿estudios in vivo, in vitro o in sillico?

Fuchs, J. (2000). The laboratory medium used to grow biocontrol *Pseudomonas* sp. Pf153 influences its subsequent ability to protect cucumber from black root rot. *Soil Biology And Biochemistry*, 32(3), 421-424. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(99\)00169-8](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(99)00169-8)

Gao, G., Yin, D., Chen, S., Xia, F., Yang, J., Li, Q. & Wang, W. (2012). Effect of Biocontrol Agent *Pseudomonas fluorescens* 2P24 on Soil Fungal Community in Cucumber Rhizosphere Using T-RFLP and DGGE. *Plos ONE*, 7(2), <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0031806>

Großkinsky, D. et al. (2016). Cytokinin production by *Pseudomonas fluorescens* G20-18 determines biocontrol activity against *Pseudomonas syringae* in Arabidopsis. *Scientific Reports*, 6(1). <https://doi.org/10.1038/srep23310>

Gilardi, G., Pugliese, M., Gullino, M. & Garibaldi, A. (2020). Effect of biocontrol agents and potassium phosphite against Phytophthora crown rot, caused by *Phytophthora capsici*, on zucchini in a closed soilless system. *Scientia Horticulturae*, 265, 109207. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2020.109207>

Hultberg, M., Holmkvist, A. & Alsanius, B. (2011). Strategies for administration of biosurfactant-producing pseudomonads for biocontrol in closed hydroponic systems. *Crop Protection*, 30(8), 995-999. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2011.04.012>

Hwangbo, H., Kim, K. & Choi, H. (2016). Effects of biocontrol agents on suppression of damping-off in *Cucumis sativus* L. caused by *Rhizoctonia solani*. *Horticulture, Environment, And Biotechnology*, 57(2), 191-196. <https://doi.org/10.1007/s13580-016-0163-0>

ICA. (2012). Manejo fitosanitario del cultivo de hortalizas. [ica.gov.co. https://www.ica.gov.co/getattachment/bb883b42-80da-4ae5-851f-4db05edf581b/Manejo-fitosanitario-del-cultivo-de-hortalizas.aspx](https://www.ica.gov.co/getattachment/bb883b42-80da-4ae5-851f-4db05edf581b/Manejo-fitosanitario-del-cultivo-de-hortalizas.aspx)

Instituto Nacional de Salud. (2020). Boletín epidemiológico semanal 05 de 2020. *Boletín Epidemiológico Semanal*, 1-30. <https://doi.org/10.33610/23576189.2020.05>

Izzeddin, A, N. y Medina, T. L. (2011). Efecto del control biológico por antagonistas sobre fitopatógenos en vegetales de consumo humano. *Salus*, 15(3), 8-12.

Khalil, S., Ali, T., Skory, C., Slininger, P. & Schisler, D. (2016). Evaluation of economically feasible, natural plant extract-based microbiological media for producing biomass of the dry rot biocontrol strain *Pseudomonas fluorescens* P22Y05 in liquid culture. *World Journal Of Microbiology And Biotechnology*, 32(2). <https://doi.org/10.1007/s11274-015-1984-1>

Kamou, N., Cazorla, F., Kandylas, G. & Lagopodi, A. (2019). Induction of defense-related genes in tomato plants after treatments with the biocontrol agents *Pseudomonas chlororaphis* ToZa7 and *Clonostachys rosea* IK726. *Archives Of Microbiology*, 202(2), 257-267. <https://doi.org/10.1007/s00203-019-01739-4>

Mercado-Blanco, J. (2014). *Pseudomonas* Strains that Exert Biocontrol of Plant Pathogens. *Pseudomonas*, 121-172. https://doi.org/10.1007/978-94-017-9555-5_6

Mishra, S. y Arora, N. (2011). Evaluación de *Pseudomonas* y *Bacillus* rizosféricos como herramienta de biocontrol para *Xanthomonas campestris pv campestris*. *Revista mundial de microbiología y biotecnología*, 28 (2), 693-702. <https://doi.org/10.1007/s11274-011-0865-5>

Moruzzi, S., Firrao, G., Polano, C., Borselli, S., Loschi, A., Ermacora, P., Loi, N., y Martini, M. (2017) Caracterización genómica asistida de *Pseudomonas* sp. cepa Pf4, un potencial agente de control biológico en hidroponía. *Ciencia y Tecnología de Biocontrol*, 27(8), 969-991. <https://doi.org/10.1080/09583157.2017.1368454>

Mukerji, K. (2004). *Fruit and vegetable diseases*. Springer. <https://doi.org/10.1007/0-306-48575-3>

Naseby, D., Moënné-Loccoz, Y., Powell, J., O'Gara, F. & Lynch, J. (1998). Soil enzyme activities in the rhizosphere of field-grown sugar beet inoculated with the biocontrol agent *Pseudomonas fluorescens* F113. *Biology And Fertility Of Soils*, 27(1), 39-43. <https://doi.org/10.1007/s003740050397>

Negi, Y., Prabha, D., Garg, S. & Kumar, J. (2010). Genetic Diversity Among Cold-Tolerant Fluorescent *Pseudomonas* Isolates from Indian Himalayas and Their Characterization for Biocontrol and Plant Growth Promoting Activities. *Journal Of Plant Growth Regulation*, 30(2), 128-143. <https://doi.org/10.1007/s00344-010-9175-7>

Oliver, C., Hernández, I., Caminal, M., Lara, J. & Fernández, C. (2019). *Pseudomonas putida* strain B2017 produced as technical grade active ingredient controls fungal and bacterial crop diseases. *Biocontrol Science And Technology*, 29(11), 1053-1068. <https://doi.org/10.1080/09583157.2019.1645304>

Pal, K., Tilak, K., Saxena, A., Dey, R. & Singh, C. (2000). Antifungal characteristics of a fluorescent *Pseudomonas* strain involved in the biological control of *Rhizoctonia solani*. *Microbiological Research*, 155(3), 233-242. [https://doi.org/10.1016/S0944-5013\(00\)80038-5](https://doi.org/10.1016/S0944-5013(00)80038-5)

Péchy-Tarr, M. *et al.* (2005). RpoN (σ 54) controls production of antifungal compounds and biocontrol activity in *Pseudomonas fluorescens* CHA0: MPMI. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 18(3), 260-272. <https://doi.org/10.1094/MPMI-18-0260>

Pérez Álvarez, S., Coto Arbelo, O., Echemendía Pérez, M. & Ávila Quezada (2015). *Pseudomonas fluorescens* Migula, ¿control biológico o patógeno? *Revista de Protección Vegetal*, 30(3), 225-234.

Postma, J. & Nijhuis, E. (2019). *Pseudomonas chlororaphis* and organic amendments controlling *Pythium* infection in tomato. *European Journal Of Plant Pathology*, 154(1), 91-107. <https://doi.org/10.1007/s10658-019-01743-w>

Rodríguez, M., Torres, M., Blanco, L., Béjar, V., Sampedro, I. & Llamas, I. (2020). Plant growth-promoting activity and quorum quenching-mediated biocontrol of bacterial phytopathogens by *Pseudomonas segetis* strain P6. *Scientific Reports*, 10(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-020-61084-1>

Sandani, H., Ranathunge, N., Lakshman, P. & Weerakoon, W. (2019). Biocontrol potential of five *Burkholderia* and *Pseudomonas* strains against *Colletotrichum truncatum* infecting chilli pepper. *Biocontrol Science And Technology*, 29(8), 727-745. <https://doi.org/10.1080/09583157.2019.1597331>

Santoyo G., Valencia-Cantero, E., Orozco-Mosqueda, M., Peña-Cabriales, J. y Fariás-Rodríguez, R., (2010). Papel de los sideróforos en la actividad antagónica de *Pseudomonas fluorescens* ZUM80 hacia hongos. *Terra Latinoamericana*, 28(1),53-60.

Singh, N. & Siddiqui, Z. (2014). Effects of *Bacillus subtilis*, *Pseudomonas fluorescens* and *Aspergillus awamori* on the wilt-leaf spot disease complex of tomato. *Phytoparasitica*, 43(1), 61-75. <https://doi.org/10.1007/s12600-014-0427-0>

Strano, C., Bella, P., Licciardello, G., Caruso, A. & Catara, V. (2017). Role of secondary metabolites in the biocontrol activity of *Pseudomonas corrugata* and *Pseudomonas mediterranea*. *European Journal Of Plant Pathology*, 149(1), 103-115. <https://doi.org/10.1007/s10658-017-1169-x>

Troxler, J., Svercel, M., Natsch, A., Zala, M., Keel, C., Moëgne-Loccoz, Y. & Défago, G. (2012). Persistence of a biocontrol *Pseudomonas* inoculant as high populations of culturable and non-culturable cells in 200-cm-deep soil profiles. *Soil Biology And Biochemistry*, 44(1), 122-129. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2011.09.020>

Vinchira-Villarraga, D. y Moreno-Sarmiento, N. (2019). Control biológico: Camino a la agricultura moderna. *Revista Colombiana De Biotecnología*, 21 (1), 2-5. <https://doi.org/10.15446/rev.colomb.biote.v21n1.80860>

Yanez, M. (2014). *Caracterización de una cepa de Pseudomonas fluorescens promotora del crecimiento vegetal* (tesis doctoral). Area de Biología, Universidad de Chile.

Yin, D., Wang, N., Xia, F., Li, Q. & Wang, W. (2013). Impact of biocontrol agents *Pseudomonas fluorescens* 2P24 and CPF10 on the bacterial community in the cucumber rhizosphere. *European Journal Of Soil Biology*, 59, 36-42. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2013.09.001>

Zhou, T., Li, C., Chen, D., Wu, K., Shen, Q. & Shen, B. (2014). pHIF- mutant of *Pseudomonas fluorescens* J2 improved 2,4-DAPG biosynthesis and biocontrol efficacy against tomato bacterial wilt. *Biological Control*, 78, 1-8. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2014.07.006>

Zohara, F., Akanda, M., Paul, N., Rahman, M. & Islam, M. (2016). Inhibitory effects of *Pseudomonas* spp. on plant pathogen *Phytophthora capsici* in vitro and in planta. *Biocatalysis And Agricultural Biotechnology*, 5, 69-77. <https://doi.org/10.1016/j.bcab.2015.12.009>