



Evaluación *in vitro* del potencial antagonista de *Bacillus zhangzhouensis* JJR198 contra *Phytophthora capsici*

Darío Franco-Romo¹, Norma Angélica Chávez-Vela¹, José de Jesús Luna-Ruiz^{2*}, Sylvia Patricia Fernández-Pavía³, José Francisco Morales-Domínguez⁴, Susana de la Torre-Zavala⁵. ¹Departamento de Ingeniería Bioquímica, ⁴Departamento de Química, Universidad Autónoma de Aguascalientes, Av. Universidad 940, Ciudad Universitaria, Aguascalientes, Aguascalientes, C. P. 20100, México. ²Departamento de Ciencias Agronómicas, Universidad Autónoma de Aguascalientes, Carretera Jesús María - La Posta, Km 3, Jesús María, Aguascalientes, C. P. 20900, México. ³Instituto de Investigaciones Agropecuarias y Forestales, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Km 9.5, carretera Morelia-Zinapécuaro, Tarímbaro, Michoacán. C. P. 58880, México. ⁵Instituto de Biotecnología, Universidad Autónoma de Nuevo León, Av. Pedro de Alba s/n Cruz con Av. Manuel L. Barragán s/n, Ciudad Universitaria, San Nicolás de los Garza, Nuevo León, C. P. 66450 México.

***Autor de correspondencia:**

José de Jesús Luna Ruíz
jesus.luna@edu.uaa.mx

Sección:
Edición periódica

Recibido:
20 Noviembre, 2025
Aceptado:
09 Febrero, 2026
Publicado:
25 Febrero, 2026

Cita:
Franco-Romo D, Chávez-Vela NA, Luna-Ruiz JJ, Fernández-Pavía SP, Morales-Domínguez JF y de la Torre-Zavala S. 2026. Evaluación *in vitro* del potencial antagonista de *Bacillus zhangzhouensis* JJR198 contra *Phytophthora capsici*. Revista Mexicana de Fitopatología 44(2): 114. <https://doi.org/10.18781/R.ME.X.FIT.2511-2>

RESUMEN

Antecedentes/Objetivo. *Phytophthora capsici* representa una de las amenazas más significativas a la producción de chiles a nivel mundial y su control se basa de manera predominante en las aplicaciones de fungicidas, las cuales conllevan considerables preocupaciones medioambientales. Por lo tanto, la exploración de estrategias para el control biológico se ha vuelto una alternativa relevante. El presente estudio se enfocó en la evaluación del potencial de un aislado bacteriano como un agente de biocontrol contra seis aislados de *P. capsici* y uno de *P. cinnamomi*.

Materiales y Métodos. Los efectos de biocontrol se evaluaron *in vitro* mediante ensayos de cultivo dual entre el aislado bacteriano JJR198 y aislados de *Phytophthora* para determinar la inhibición del crecimiento micelial, la formación de esporangios y la liberación de zoosporas, con observaciones adicionales mediante microscopía electrónica de barrido. La eficacia de JJR198 en la supresión de la pudrición de raíz causada por *Phytophthora* se evaluó en plantas de chile bajo condiciones de invernadero; se midió la severidad de la enfermedad en plantas inoculadas. Además, se determinó la tolerancia a la sal y la persistencia de la bacteria en la rizósfera y la rizoplaneo. Todos los datos fueron sometidos a un análisis de varianza (ANOVA) seguido de la prueba de Tukey ($p \leq 0.05$).

Resultados. Identificado como *Bacillus zhangzhouensis* mediante secuenciación 16S rRNA, el aislado bacteriano JJR198 mostró actividad antagonista. Los ensayos *in vitro* demostraron que la cepa JJR198 redujo el crecimiento de micelio entre 42.0 y 52.7 % en seis aislados de *Phytophthora* evaluados. La actividad biocontrol dependió de la concentración bacteriana inicial, ya que la formación de esporangios y la liberación de zoosporas en los aislados de *Phytophthora capsici* evaluados se suprimieron por completo a 1.0×10^8 UFC mL⁻¹, mientras que no se observó efecto a concentraciones menores (1.0×10^4 y 1.0×10^6 UFC mL⁻¹). Mediante microscopía óptica y electrónica de barrido se observó que las hifas y el micelio quedaron cubiertos por células bacterianas. Sin embargo, en la evaluación *in vivo*, el pretratamiento de plantas de chile con JJR198 (1.0×10^8 UFC mL⁻¹) a los 7, 3 o 0 días antes de la inoculación del oomiceto no redujo la severidad de la enfermedad causada por *Phytophthora capsici*. JJR198 también mostró capacidad de desarrollo en condiciones de alta salinidad; creció en medio AN con 7.5 % de NaCl tras 48 h de incubación a 30 °C. Además, se confirmó la presencia del inóculo bacteriano en las raíces de plantas de chile: se recuperaron colonias con características morfológicas idénticas a JJR198 a partir de muestras de rizósfera y rizoplaneo, con conteos de 1.6×10^6 y 0.19×10^6 UFC mL⁻¹, respectivamente.

Conclusión. Los resultados indican que *Bacillus zhangzhouensis* JJR198 presenta actividad antagonista *in vitro* contra múltiples aislados de *Phytophthora*, con una inhibición del crecimiento de micelio entre 42.0 y 52.7 %, así como inhibición de la formación de esporangios y la liberación de zoosporas a una concentración de 1.0×10^8 UFC mL⁻¹. Sin embargo, su eficacia *in planta* fue limitada bajo las condiciones evaluadas.

Palabras clave: Control biológico, Chile, Interacción planta-patógeno, Bacteria del suelo, Inhibición de zoosporas



INTRODUCCIÓN

El cultivo de chile (*Capsicum* spp.) se encuentra entre los más importantes a nivel mundial; en México, en 2024 la producción alcanzó 3.2 millones de toneladas de chile verde y el país se ubicó en el cuarto lugar de producción mundial, además de contar con el segundo valor de producción más alto a nivel nacional (FAO, 2023; SIAP, 2024). La pudrición de raíz causada por el oomiceto *Phytophthora capsici* constituye el principal factor limitante en la producción de chile y provoca severas pérdidas económicas (Silva-Rojas *et al.*, 2009). Su presencia ha reducido la superficie cultivada en regiones importantes y ha desplazado cultivos susceptibles. Este patógeno causa marchitez de plantas, tizón foliar y pudrición de raíces, tallos y frutos. Los métodos de control de *P. capsici* se basan en prácticas de manejo integrado, que incluyen prácticas culturales, aplicaciones de fungicidas y el cultivo de variedades resistentes. Sin embargo, el uso de fungicidas continúa como estrategia predominante, lo que genera importantes preocupaciones ambientales y para la salud humana, además de contribuir al desarrollo de resistencia del patógeno a los fungicidas (Hausbeck y Lamour, 2004; Sánchez-Gurrola *et al.*, 2019). En conjunto, el alto impacto de la enfermedad en la producción de chile y las limitaciones y riesgos asociados con las prácticas actuales de control resaltan la necesidad de estrategias de manejo alternativas y más sostenibles.

México es el centro de origen y domesticación de *Capsicum annuum*, la especie económicamente más importante de las cinco especies domesticadas del género *Capsicum* (*C. annuum*, *C. chinense*, *C. frutescens*, *C. baccatum* y *C. pubescens*). Se cultiva una amplia diversidad de chiles; por ello, el país alberga una elevada diversidad genética de *P. capsici*, asociada con su alta tasa de coevolución hospedero-patógeno, su rápida dispersión y su capacidad de adaptación a nuevos hospedantes y ambientes. Estos factores confieren a este patógeno una gran importancia económica y lo convierten en una amenaza potencial para la seguridad alimentaria mundial (Retes-Manjarrez *et al.*, 2020; Reyes-Tena *et al.*, 2020; Sánchez-Gurrola *et al.*, 2019). Los esporangios y las zoosporas de *P. capsici* presentan un alto potencial reproductivo bajo condiciones de humedad, lo que facilita su rápida diseminación a través del agua, la penetración en raíces, así como ciclos sucesivos de infección dentro de una misma temporada de cultivo (Granke *et al.*, 2012). Por lo tanto, es fundamental explorar enfoques alternativos como el control biológico para el control del tizón y la pudrición radicular causados por *Phytophthora*.

Diversos géneros bacterianos se han evaluado *in vitro* e *in vivo* como antagonistas de *P. capsici*, y han demostrado un potencial prometedor (Akgül y Mirik, 2008; Lee *et al.*, 2008; Ley-López *et al.*, 2018; Xu *et al.*, 2020). Sin embargo, debido a la alta agresividad de este patógeno y a la variabilidad en los resultados reportados, es importante continuar con la búsqueda de nuevos antagonistas y profundizar en la evaluación de sus interacciones (Lee *et al.*, 2013; Xu y Kim, 2016).

El género *Bacillus* comprende bacterias ubicuas que habitan en diversos ambientes, incluidos el suelo, agua, aire, la rizósfera y muchos ambientes extremos. Este género se encuentra entre los grupos bacterianos más utilizados para el control biológico de hongos fitopatógenos y oomicetos, como *P. capsici*, principalmente debido a su capacidad para producir una amplia variedad de metabolitos secundarios con actividad antimicrobiana y propiedades promotoras del crecimiento vegetal (Ferreira *et al.*, 1991; Fira *et al.*, 2018; Zhang *et al.*, 2010).

Descrita por primera vez en 2016 tras su aislamiento a partir de agua de una granja de camarones en Zhangzhou, China (Ruginescu *et al.*, 2018), *Bacillus zhangzhouensis* ha

atraído creciente atención en los últimos años como una bacteria promotora del crecimiento vegetal con características halófitas (Alp *et al.*, 2024; Bezerra *et al.*, 2022; Emami *et al.*, 2019). En relación a características relacionadas con el control biológico, diversos estudios han reportado el potencial antimicrobiano de cepas de *B. zhangzhouensis* frente a patógenos de animales, humanos y plantas, lo que resalta su actividad antagonista de amplio espectro (Anil *et al.*, 2019; Aytenov *et al.*, 2024; Molina-Garza *et al.*, 2021; Soliman *et al.*, 2022). Sin embargo, hasta la fecha no existen estudios que hayan evaluado el desempeño biocontrol de *Bacillus zhangzhouensis* frente a aislados mexicanos de *P. capsici*, ni su eficacia en plantas de chile, lo cual resulta particularmente relevante dada la alta variabilidad de este patógeno. El objetivo de este estudio fue evaluar la capacidad de biocontrol de un aislado bacteriano como agente de control biológico frente a seis aislados de *P. capsici* y uno de *P. cinnamomi*. Los efectos de biocontrol se evaluaron con base en el desarrollo de micelio, la formación de esporangios y la liberación de zoosporas, observaciones mediante microscopía óptica y electrónica de barrido, así como la severidad de la pudrición de raíz causada por *Phytophthora* en plantas de chile.

MATERIALES Y MÉTODOS

Condiciones de cultivo microbiano. El aislado bacteriano JJR198 fue proporcionado por el Laboratorio de Biorremediación de la Universidad Autónoma de Aguascalientes. Este se cultivó mediante estriado en placa con agar LB y se incubó durante 24–48 h a 30 °C. Una colonia individual se transfirió a caldo LB y se incubó a 30 °C durante 24 h en un agitador orbital a 160 rpm. Después de la incubación, la suspensión bacteriana se ajustó con agua destilada estéril (ADE) a concentraciones finales de 1.0×10^4 , 1.0×10^6 y 1.0×10^8 UFC mL⁻¹ para las evaluaciones posteriores; la concentración más alta correspondió a una densidad óptica de 0.1 a 600 nm (Kim *et al.*, 2009; Xu *et al.*, 2020).

Seis aislados de *Phytophthora capsici* (Pc1, Pc2aIT, Pc43M, PcAR-2, Pc57 y PcAR-14) y un aislado de *P. cinnamomi* (Pcn5-1) fueron amablemente proporcionados por el Laboratorio de Fitopatología del Instituto de Investigaciones Agropecuarias y Forestales, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Se contó con información sobre el hospedante, tipo de apareamiento y origen geográfico para los aislados de *P. capsici* Pc2aIT, Pc43M, PcAR-2, Pc57, PcAR-14 y para Pcn5-1. En particular, PcAR-2 se aisló de chile poblano, tipo de apareamiento (TA) A1, en Copándaro de Galeana, Michoacán, México; PcAR-14 de chile serrano (TA A1) en Cuitzillo el Grande, Tarímbaro, Michoacán, México; Pc57 de chile (TA A2) en Guanajuato, México; Pc43M de chile en Guanajuato, México; y Pc2aIT de chile poblano (TA A2) en Yurécuaro, Michoacán, México. Pcn5-1 se aisló de aguacate en Michoacán, México. Todos los aislados se cultivaron en PDA, y discos de agar con micelio de siete días de crecimiento se transfirieron a tubos de 15 mL con agua destilada estéril (ADE) y se almacenaron a 4 °C hasta su uso.

Identificación del aislado bacteriano. Se realizaron pruebas fenotípicas, que incluyeron morfología celular, tinción de Gram y ensayos de catalasa y oxidasa. El aislado bacteriano se identificó mediante la secuenciación del gen 16S rRNA, realizado por el Laboratorio de Servicios Genómicos del CINVESTAV (Irapuato, México). El aislado axénico fue enviado y el servicio incluyó la extracción de ADN y la amplificación por PCR del gen 16S rRNA mediante el uso de cebadores universales, de acuerdo con el protocolo estándar del proveedor. La longitud exacta del fragmento amplificado y las secuencias de los cebadores no fueron especificadas por el proveedor del servicio. La secuenciación se llevó a cabo

mediante el método didesoxi de Sanger (Sanger *et al.*, 1977). Las secuencias homólogas de las regiones amplificadas se buscaron mediante la herramienta Basic Local Alignment Search Tool (BLASTn) en la base de datos del National Center for Biotechnology Information (NCBI). El alineamiento múltiple de secuencias se realizó con la herramienta MUSCLE. El análisis filogenético se efectuó con el programa MEGA 11 (Molecular Evolutionary Genetics Analysis versión 11), mediante el método de distancia promedio con 1 000 repeticiones bootstrap (Tamura *et al.*, 2021).

Inhibición del desarrollo de micelio. El efecto inhibitorio de JJR198 se evaluó mediante el método de cultivo dual (Chávez-Díaz *et al.*, 2016). En este ensayo se incluyeron seis de los aislados de *Phytophthora* descritos anteriormente, los cuales se cultivaron en PDA a 25 °C durante cuatro días. Se extrajeron discos de micelio (8 mm de diámetro) de cada aislado y se colocaron en el centro de placas con PDA. Con un hisopo estéril se inoculó la suspensión bacteriana (1.0×10^8 UFC mL⁻¹) en cuatro puntos equidistantes, a 2.7 cm del centro hacia el margen externo, de modo que se formó un área cuadrada sin inocular alrededor del disco micelial. Placas de cada aislado sin inoculación bacteriana se utilizaron como controles. Después de cinco días de incubación a 25 °C, se midió el diámetro de crecimiento de micelio y se calculó el porcentaje de inhibición en relación al control. El experimento siguió un diseño completamente al azar con dos tratamientos (con y sin inoculación bacteriana), seis repeticiones por aislado de *Phytophthora* y cada caja Petri como unidad experimental.

Efecto de la concentración bacteriana sobre la formación de esporangios. Para evaluar el efecto inhibitorio del aislado bacteriano sobre la formación de esporangios, se seleccionaron dos aislados de *P. capsici*, PcAR-2 y Pc57, por su alta y estable producción de esporangios, y se cultivaron en agar jugo V8 (200 mL L⁻¹ de jugo V8, 800 mL L⁻¹ de agua destilada, 3 g L⁻¹ de CaCO₃, 15 g L⁻¹ de agar, pH 7.2) a 25 °C durante cuatro días. Se colocaron tres discos de micelio (8 mm de diámetro) por caja de Petri de 80 mm × 10 mm y se inundaron con 25 mL de suspensiones bacterianas a tres concentraciones (1.0×10^4 , 1.0×10^6 y 1.0×10^8 UFC mL⁻¹). Las placas se incubaron a 25 °C durante 48 horas para inducir la formación de esporangios. Cajas Petri solo con agua destilada estéril (ADE) se utilizaron como control. Los esporangios formados en los discos de micelio se observaron *in situ* para cada concentración al colocar las cajas Petri en un microscopio óptico Zeiss Primo Star con objetivo 4×; en cada disco se contabilizaron los esporangios dentro de áreas de observación de 2 mm² con el software ImageJ. El experimento se realizó con cuatro repeticiones (cajas Petri) por tratamiento de concentración.

Microscopía electrónica de barrido. Discos de micelio de PcAR-2 con esporangios, sin y con tratamiento de JJR198 (1.0×10^8 UFC mL⁻¹), se fijaron por inmersión en glutaraldehído al 2.5 % (v/v) y se lavaron varias veces con PBS 1X. Las muestras se deshidrataron mediante una serie gradual de etanol (60, 70, 80, 90, 96 y 100 %) durante 20 minutos en cada concentración. Después de la deshidratación en etanol al 100 %, las muestras se secaron al punto crítico con un equipo Samdri (Tousimis Research Corporation), se montaron en soportes porta muestras, se recubrieron con oro durante 3 minutos con el equipo Denton Vacuum Desk II y se examinaron con un microscopio electrónico de barrido JEOL JSM-5900LV (Hayat, 1981, 1989; JEOL, 2000).

Efecto de las concentraciones de la bacteria sobre la liberación de zoosporas. Para evaluar el efecto de JJR198 sobre la liberación de zoosporas, en el centro de cajas Petri (80

mm × 10 mm) se colocaron tres discos de agar V8 (8 mm de diámetro) con micelio del aislado Pc57 (el de mayor producción de esporangios) con cuatro días de desarrollo. Los discos con micelio se inundaron con 25 mL de ADE y se incubaron durante 48 h a 25 °C para inducir la formación de esporangios. Posteriormente, el agua se retiró con una pipeta y se reemplazó con 25 mL de suspensiones bacterianas en tres concentraciones (1.0×10^4 , 1.0×10^6 y 1.0×10^8 UFC mL⁻¹). Para inducir la liberación de zoosporas, las cajas de Petri se incubaron a 10 °C durante 30 minutos, seguidos de 30 minutos a 25 °C. Después de la incubación, el número de zoosporas por mL se estimó para cada caja Petri con un hemocitómetro. Cada tratamiento de concentración se replicó cuatro veces, y se usó ADE como control.

Evaluación de la supresión de la enfermedad en plantas de chile en maceta. Plántulas de chile *Guajillo* (susceptible a la enfermedad) fueron producidas en un invernadero comercial libre de plagas y enfermedades. Después de ocho semanas, las plántulas individuales se trasplantaron a charolas de plástico con cavidades de seis celdas de 195 cm³ cada una. Las cavidades fueron previamente llenadas con sustrato Berger BM2 esterilizado (70–80 % turba, perlita, vermiculita y agente humectante) y se suplementaron con 13 perlas de fertilizante de liberación controlada (Osmocote 14-14-14). Todas las plántulas se mantuvieron en invernadero durante dos semanas a temperaturas de 11 a 30 °C; el riego se proporcionó cada dos días o según fuera necesario. Para evaluar el efecto protector del aislado bacteriano JJR198 contra *P. capsici*, las plantas fueron preinoculadas con JJR198 a los 7, 3 o 0 días antes de la inoculación con el oomiceto.

Todos los tratamientos bacterianos se realizaron mediante la aplicación de 5 mL de suspensiones (1.0×10^8 UFC mL⁻¹) al sustrato en la base de la planta, sobre las raíces. Como controles se utilizaron plantas libres de bacteria y de *P. capsici*, plantas infectadas únicamente con el oomiceto y plantas tratadas únicamente con la bacteria. Cada uno de los cuatro tratamientos consistió en seis plantas y tuvo dos repeticiones. Antes de la inoculación del aislado AR-14 de *P. capsici*, todas las charolas se colocaron en bandejas con agua para asegurar la saturación de las raíces. Se preparó una suspensión de zoosporas, ajustada como se describió anteriormente para las inoculaciones de *P. capsici*. Las plantas inoculadas con el patógeno recibieron 10 000 zoosporas por celda. Todas las charolas permanecieron bajo condiciones de inundación durante 48 horas; después se eliminó el exceso de agua. La severidad de la pudrición radicular de cada planta se evaluó con base en las partes aéreas a los 7 y 14 días después de la inoculación (DDI) con *P. capsici*, mediante una escala de severidad modificada (0 a 5) basada en Ristaino (1990), donde: 0 = sin síntomas visibles; 1 = ligero marchitamiento foliar con lesiones iniciales de color marrón el tallo; 2 = 30–50 % de la planta con síntomas; 3 = 50–70 % de la planta afectada; 4 = 70–90 % de la planta afectada; 5 = planta muerta.

Ensayo de tolerancia a la sal. Después de la identificación molecular del aislado bacteriano y con base en las características fisiológicas reportadas previamente en la literatura para especies filogenéticamente relacionadas, se evaluó su resistencia a la sal mediante la determinación del crecimiento en medio agar nutritivo (AN) con concentraciones crecientes de NaCl (5, 7.5, 10 y 15 %). Placas sin NaCl se utilizaron como control. Todos los ensayos se realizaron por triplicado, y las placas se incubaron a 30 °C durante 48–72 h antes de medir el crecimiento de las colonias bacterianas.

Presencia del inóculo bacteriano en raíces de chile. El aislado bacteriano JJR198 se recuperó del rizoplaneo y la rizósfera de plantas de chile después de dos semanas de su

inoculación, mediante la técnica de dilución en placa (Shankar *et al.*, 2011; Shahid *et al.*, 2012). Muestras de cepellones de plantas inoculadas con la bacteria se agitaron para retirar el exceso de sustrato. Para la población bacteriana de la rizósfera, un gramo de sustrato adherido se suspendió en 9 mL de ADE en tubos de vidrio de 25 mL. Para la población bacteriana del rizoplaneo, las raíces se enjuagaron diez veces con ADE; posteriormente, un gramo de estas raíces se agitó vigorosamente con perlas de vidrio en 9 mL de ADE en tubos de vidrio de 25 mL, con el fin de desprender las bacterias adheridas a la raíz. Todos los tubos se calentaron en baño maría a 80 °C durante 15 minutos para eliminar células vegetativas. Se prepararon diluciones seriadas decimales hasta 1.0×10^4 , y se sembraron 0.1 mL de cada dilución en placas con agar nutritivo (AN) suplementado con 6 % de NaCl. Se cuantificaron las unidades formadoras de colonias (UFC) y se realizó tinción de Gram después de 48 horas de incubación a 30 °C. Las plantas no inoculadas se utilizaron como control. Este ensayo incluyó tres repeticiones.

Análisis estadístico. Los datos de cada experimento se organizaron en una base de datos específica y se analizaron con el software STATISTICA 8.0 (StatSoft Inc., EE. UU.). Para cada experimento, los análisis estadísticos incluyeron un análisis de varianza (ANOVA), seguido de la comparación de medias mediante la prueba de Tukey con un nivel de significancia de $p \leq 0.05$. También se evaluaron los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas.

RESULTADOS

Identificación del aislado bacteriano. La cepa JJR198 fue Gram positiva, con forma de bacilo, y presentó actividad catalasa y oxidasa positiva. La secuencia de JJR198 tuvo una longitud de 1 513 nt. La búsqueda de genes homólogos en NCBI mostró 99.6 % de similitud con *Bacillus zhangzhouensis* cepa MCCC 1A08372 y *Bacillus pumilus*. El árbol filogenético mostró que JJR198 se ubica en el mismo clado junto con *B. zhangzhouensis* y *B. pumilus* (Figura 1). La secuencia del gen 16S rRNA se depositó en GenBank bajo el número de acceso PV826766.

Inhibición del desarrollo de micelio. La cepa bacteriana JJR198 (1.0×10^8 UFC mL⁻¹) mostró una actividad inhibitoria similar sobre el crecimiento micelial de los cinco aislados de *P. capsici* y un aislado de *P. cinnamomi* (Figuras 2 y 3). Los porcentajes de inhibición oscilaron entre 42.0 y 52.7 %. La mayor inhibición se observó en el aislado PcAR-2 (52.7 %), que presentó diferencia significativa con respecto a Pc43M (42.1 %). Pc2aIT (51.6 %) también mostró mayor inhibición que Pc43M, mientras que Pc1 (42.0 %), Pc57 (47.0 %) y Pcn5-1 (46.6 %) presentaron valores intermedios sin diferencias significativas entre ellos (Tukey, $p \leq 0.05$).

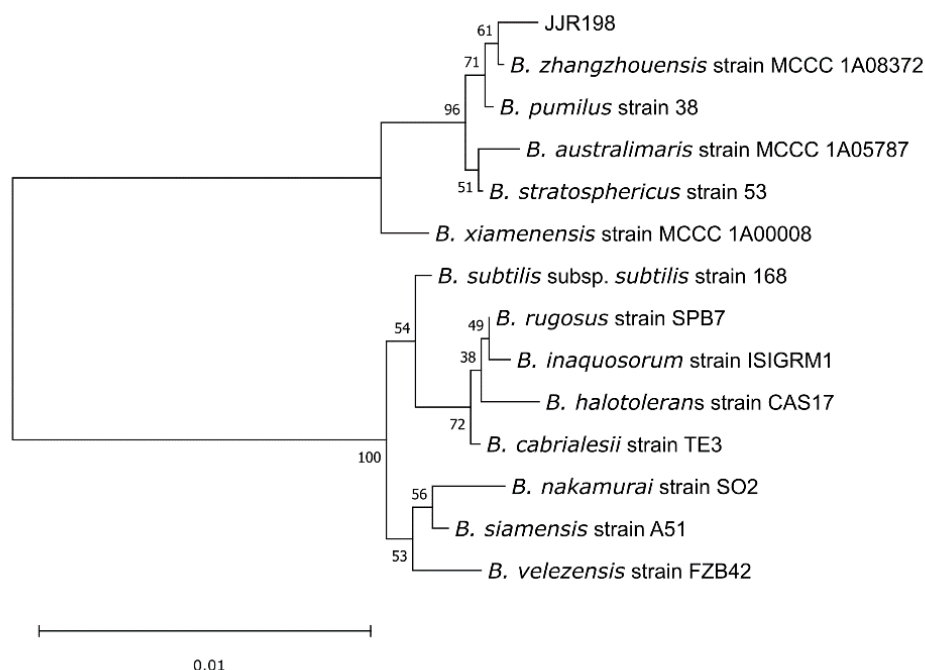


Figura 1. Árbol filogenético de *Bacillus zhangzhouensis* (JJR198) con otros taxones relacionados, basado en secuencias del gen 16S. El árbol muestra dos ramas distintas, donde JJR198 se ubica en un clado junto con *Bacillus zhangzhouensis* y *Bacillus pumilus*.

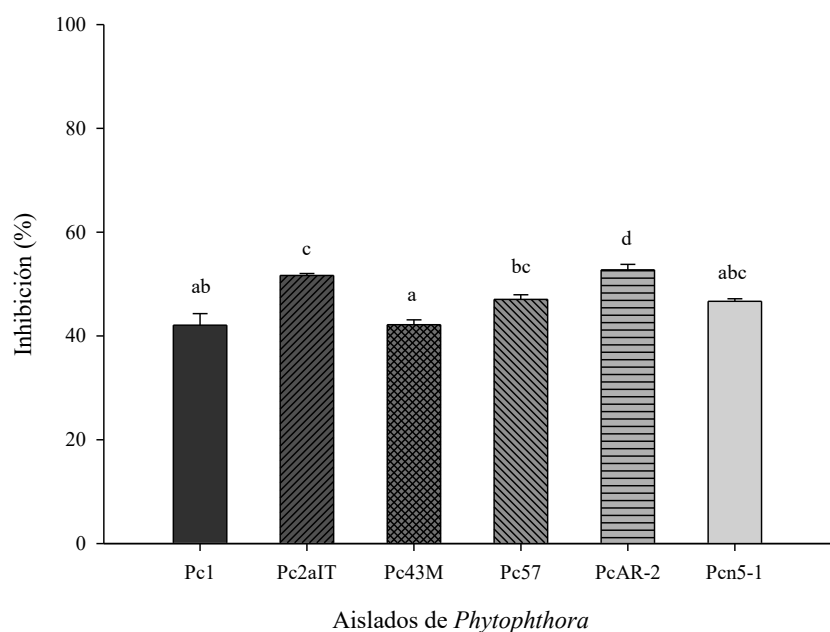


Figura 2. Efecto inhibitorio de *Bacillus zhangzhouensis* JJR198 (1.0×10^8 UFC mL⁻¹) sobre el crecimiento micelial de cinco aislados de *Phytophthora capsici* (Pc) y un aislado de *Phytophthora cinnamomi* (Pcn) después de cinco días. Las barras y las líneas verticales representan las medias y los errores estándar de seis repeticiones. Las columnas con la misma letra indican que no existen diferencias significativas (prueba de Tukey, $p \leq 0.05$).

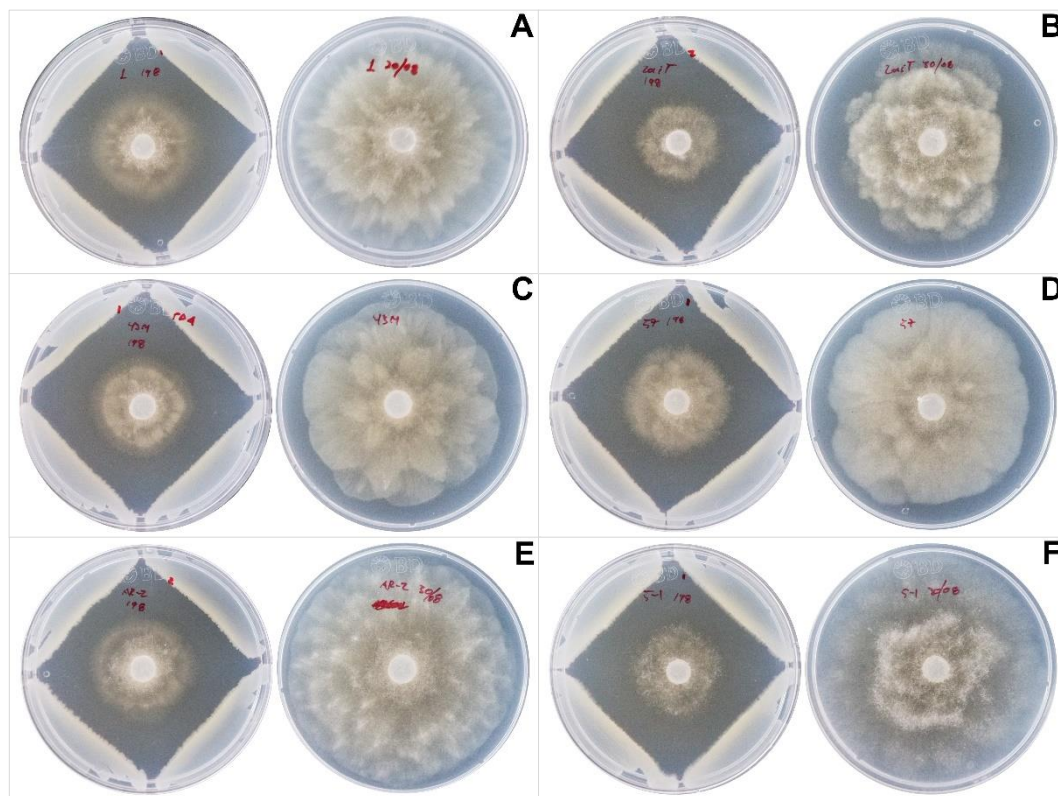


Figura 3. Inhibición del desarrollo de micelio (izquierda) de cinco aislados de *Phytophthora capsici* (Pc) y uno de *Phytophthora cinnamomi* (Pcn) por *Bacillus zhangzhouensis* JJR198 (1.0×10^8 UFC mL⁻¹), comparado a su respectivo control (derecha). A, Pc1; B, Pc2aIT; C, Pc43M, D, Pc57; E, PcAR-2; F, Pcn5-1.

Efecto de la concentración bacteriana sobre la formación de esporangios. Bajo las condiciones de inducción de esporangios (48 h a 25 °C), la cepa bacteriana JJR198 no mostró un efecto antagonista significativo contra los aislados de *P. capsici* PcAR-2 y Pc57 a concentraciones bajas y medias (1.0×10^4 y 1.0×10^6 UFC mL⁻¹). Sin embargo, la formación de esporangios fue completamente inhibida a 1.0×10^8 UFC mL⁻¹ (Cuadro 1). En el inóculo bacteriano más alto, la morfología de los aislados de *P. capsici* pareció alterada, lo que sugiere modificaciones en el micelio y las hifas, junto con la presencia de agregados bacterianos sobre estas (Figura 4).

Efecto de las concentraciones de la bacteria sobre la liberación de zoosporas. La liberación de zoosporas a partir de esporangios de Pc57 no fue inhibida por las suspensiones de la cepa JJR198 a 1.0×10^4 ni 1.0×10^6 UFC mL⁻¹ en comparación con el control ($p > 0.05$). Sin embargo, se observó una reducción significativa a una concentración de 1.0×10^8 UFC mL⁻¹, con liberación de esporas prácticamente nula (Cuadro 1).

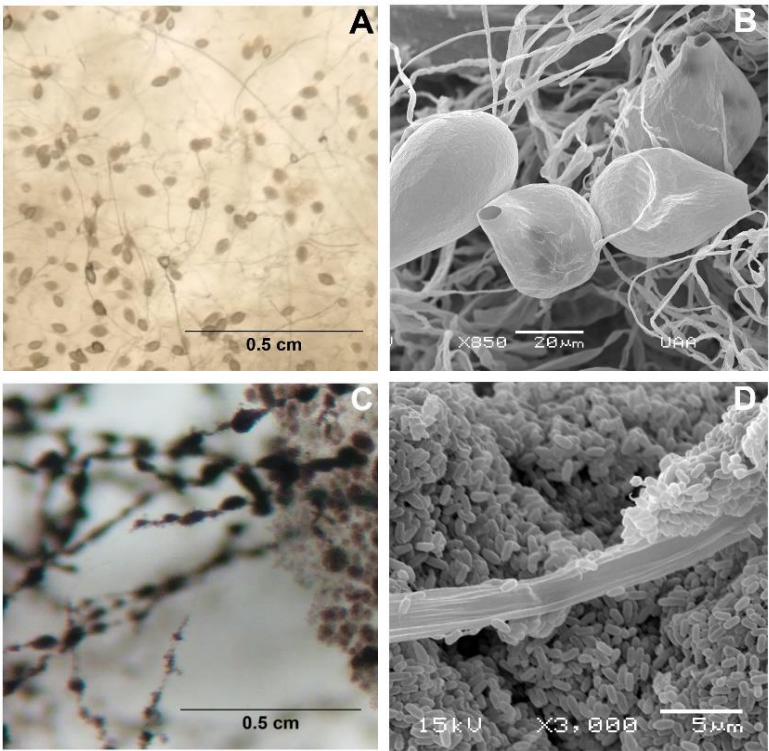


Figura 4. Colonización del micelio de *Phytophthora capsici* por la cepa *Bacillus zhangzhouensis* JJR198 observada mediante microscopía óptica y electrónica de barrido. **A–B**, control sin exposición que muestra micelio, hifas y esporangios bien desarrollados. **C–D**, exposición a JJR198 (1.0×10^8 UFC mL^{-1}), donde se observan células bacterianas adheridas que cubren hifas y esporangios; el desarrollo de los esporangios parece estar inhibido.

Cuadro 1. Efecto de las concentraciones del inóculo de *Bacillus zhangzhouensis* JJR198 en la formación de esporangios y liberación de zoosporas en dos aislados de *Phytophthora capsici*.

Densidad de inóculo de JJR198 (UFC mL^{-1})	No. de esporangios/AV ^z		No. de zoosporas ($1.0 \times 10^3 \text{ mL}^{-1}$)
	PcAR-2	Pc57	Pc57
ADE [□] (control)	60.1 ± 6.2 a	234.2 ± 12.7 a	25.9 ± 4.9 a
1.0×10^4	41.0 ± 4.9 a	207.2 ± 15.3 a	26.1 ± 2.6 a
1.0×10^6	50.1 ± 10.7 a	205.5 ± 31.4 a	20.6 ± 3.3 a
1.0×10^8	0.0 ± 0.0 b	0.0 ± 0.0 b	0.2 ± 0.1 b

^zAV, área de visualización de 2 mm^2 bajo microscopio óptico. [□]ADE, agua destilada estéril. Los resultados se expresan como medias ± errores estándar de cuatro repeticiones. Las mismas letras en cada columna indican que no hay diferencias significativas (Tukey, $p \leq 0.05$).

Evaluación de la supresión de la enfermedad en plantas de chile en maceta. El aislado bacteriano JJR198 no redujo significativamente la severidad de la pudrición radicular en las plantas tratadas, independientemente de si la aplicación bacteriana se realizó 7, 3 o 0 días antes de la inoculación con *P. capsici*. La severidad de la pudrición radicular aumentó gradualmente con los DDI en los cuatro tratamientos. No se observaron diferencias estadísticamente significativas entre los tratamientos bacterianos y el control sin inocular (Figura 5).

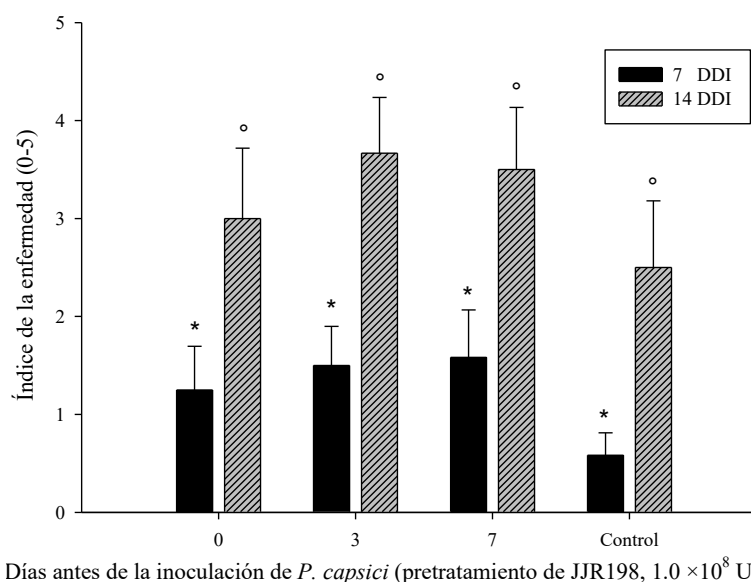


Figura 5. Efecto de JJR198 aplicado en plantas de chile a los 7 y 14 días después de la inoculación (DDI) con *Phytophthora capsici*. Las plantas de chile fueron pretratadas con JJR198 (1×10^8 UFC mL⁻¹) 7, 3 y 0 días antes de la inoculación con *Phytophthora capsici*. Plantas tratadas únicamente con el oomiceto se utilizaron como controles. Las barras verticales y las líneas representan las medias y los errores estándar de 12 repeticiones. Las comparaciones estadísticas se realizaron por separado dentro de cada DDI. Las barras que comparten el mismo símbolo dentro del mismo DDI no presentan diferencias significativas (Tukey, $p \leq 0.05$)

Ensayo de tolerancia a la sal. JJR198 fue evaluada por su capacidad de desarrollarse en altas concentraciones de NaCl. JJR198 logró crecer en medio AN después de 48 horas de incubación a 30 °C con 7.5 % de NaCl.

Presencia del inóculo bacteriano en raíces de chile. En muestras de rizósfera y rizoplano de raíces de chile, dos semanas después de la inoculación, se observaron colonias bacterianas con las mismas características macro y micro morfológicas que el aislado JJR198, con colonias irregulares de tamaño mediano, textura irregular, coloración crema y bacilos Gram positivos. No se observó crecimiento de otras colonias en medio AN suplementado con 6 % de NaCl. El conteo bacteriano fue de 1.6×10^6 UFC mL⁻¹ en muestras de rizósfera y de 0.19×10^6 UFC mL⁻¹ en muestras de rizoplano.

DISCUSIÓN

En estudios previos, Liu *et al.* (2016) aislaron una cepa de una granja de cultivo de camarón en la ciudad de Zhangzhou, China, y la denominaron DW5-4. La identificación molecular de DW5-4 se realizó utilizando los genes 16S y gyr, y la búsqueda de genes homólogos mostró identidad con *Bacillus pumilus*. Sin embargo, un análisis bioinformático detallado demostró que se trataba de una cepa diferente, la cual fue nombrada *Bacillus zhangzhouensis*. Así, JJR198 presenta una similitud muy alta con ambas cepas, como se demostró en el árbol filogenético. La identificación molecular de JJR198 mediante 16S es consistente con otras cepas de *B. zhangzhouensis* y con su estrecha similitud con *B. pumilus* (Anil *et al.*, 2019; Liu *et al.*, 2016; Soliman *et al.*, 2022).

La cepa JJR198 mostró actividad antagonista *in vitro* contra el desarrollo de micelio de cinco aislados de *P. capsici* y un aislado de *P. cinnamomi*. Aunque JJR198 alcanzó una inhibición máxima de micelio del 52.7 %, presentó un efecto comparable entre todos los aislados de *Phytophthora*, lo que sugiere un potencial relevante de protección de amplio espectro. Esto es particularmente importante considerando las diferencias biológicas en tasa de crecimiento, producción de esporangios y patogenicidad entre los aislados de *P. capsici* (Li *et al.*, 2007). Un efecto similar de *B. zhangzhouensis* sobre el desarrollo de micelio fue reportado por Anil *et al.* (2019), con una inhibición del 62 % de la mancha foliar de la morera (*Morus* spp.). De igual manera, Aytenov *et al.* (2024) encontraron que 47 cepas de *B. zhangzhouensis*, obtenidas de la rizósfera y la filósfera de plantas en un ambiente hipersalino, mostraron inhibición de amplio espectro en el desarrollo de micelio frente a 13 hongos fitopatógenos.

En la evaluación frente a esporangios y zoosporas de *P. capsici*, JJR198 restringió por completo la formación de esporangios y detuvo la liberación de zoosporas a una concentración bacteriana de 1.0×10^8 UFC mL⁻¹, pero no mostró efecto sobre ninguno de los dos a 1.0×10^4 y 1.0×10^6 UFC mL⁻¹. Resultados similares fueron descritos por Kim *et al.* (2009) y Kim *et al.* (2010), quienes estudiaron diversas cepas de *Paenibacillus polymyxa*, con poco o ningún efecto sobre la formación de esporangios y la liberación de zoosporas a bajas concentraciones del inóculo bacteriano, pero una completa inhibición a 1.0×10^7 y 1.0×10^8 UFC mL⁻¹, donde niveles más altos de inóculo también alteraron la morfología de los esporangios.

Soliman *et al.* (2022) determinaron mediante análisis espectrométrico de masas que el fenol, 2,4-bis(1,1-dimetiletil), es el compuesto bioactivo responsable de la actividad antimicrobiana de *B. zhangzhouensis*. Además, lo evaluaron como un agente de control biológico de amplio espectro con alta actividad contra distintos patógenos, incluidos hongos y bacterias Gram-positivas y Gram-negativas. Este compuesto se ha reportado previamente por sus propiedades antioomiceto contra *P. capsici* y *P. cinnamomi* (Rangel-Sánchez *et al.*, 2014; Romero-Correa *et al.*, 2014; Sang *et al.*, 2011; Sang y Kim, 2012).

Las evaluaciones *in vivo* de JJR198 comprendieron dos enfoques complementarios. En primer lugar, la bacteria se realsó con éxito del rizoplaneo y la rizósfera de plantas de chile inoculadas, lo que confirmó su capacidad para persistir en el ambiente radicular. En segundo lugar, y de manera crítica, se evaluó su desempeño antagonista frente a *P. capsici* en plantas de chile en maceta, donde no se observó reducción en la severidad de la enfermedad. Esta ausencia de supresión de la enfermedad, a pesar de la colonización efectiva de la raíz, subraya una limitación importante en el desempeño *in planta* de JJR198 y pone de manifiesto la discrepancia entre la colonización radicular, los rasgos antagonistas *in vitro* y el control efectivo de la enfermedad. Aunque otros aislados de *B. zhangzhouensis* se han reportado como bacterias asociadas a la rizósfera o endófitas con características promotoras de promoción de desarrollo vegetal y biocontrol en estudios en maceta y en campo (Bhutani *et al.*, 2021; Carreiras *et al.*, 2023; Karagoz *et al.*, 2018; Maheshwari *et al.*, 2022).

La cepa JJR198 toleró hasta 7.5 % de NaCl. Diversos estudios han descrito cepas de *B. zhangzhouensis* como bacterias halotolerantes con potencial promotor en la agricultura debido a sus propiedades antagonistas y promotoras de desarrollo vegetal en suelos salinos (Aytenov *et al.*, 2024). Esto resulta particularmente relevante, dado que la salinización del suelo constituye un problema importante y cada vez más frecuente en los sistemas agrícolas (Kramer y Mau, 2023). Aislada principalmente de muestras marinas,

lagos costeros hipersalinos y de la rizósfera y filósfera de plantas en ambientes salinos, esta especie también ha mostrado actividades enzimáticas significativas, entre ellas actividad celulolítica, proteasa y queratinasa (Moridshahi *et al.*, 2020; Niu-Niu *et al.*, 2023; Ruginescu *et al.*, 2018). Entre estas, las proteasas se consideran unas de las principales enzimas involucradas en la degradación de las paredes celulares de patógenos fúngicos y oomicetos (Latijnhouwers *et al.*, 2003; Carmona-Hernández *et al.*, 2019).

Los resultados de este estudio demuestran que, bajo condiciones *in vitro*, *B. zhangzhouensis* JJR198 presenta potencial como agente biocontrol contra *P. capsici* debido a sus efectos inhibitorios sobre el desarrollo de micelio, la formación de esporangios y la liberación de zoosporas. No obstante, dado que no mostró actividad antagonista contra la pudrición radicular causada por *Phytophthora* en plantas de chile bajo condiciones de invernadero, en estudios futuros deberán abordarse los factores que limitan su desempeño *in planta*, incluidos las condiciones ambientales, la dinámica de la rizósfera y las respuestas mediadas por el hospedero. A pesar de ello, su actividad *in vitro* sugiere que esta cepa podría explorarse adicionalmente como fuente de compuestos bioactivos con actividad antimicrobiana.

CONCLUSIONES

Este estudio demostró que *Bacillus zhangzhouensis* JJR198 presentó actividad antagonista *in vitro* contra varios aislados de *Phytophthora capsici*. El aislado bacteriano JJR198 inhibió el crecimiento micelial entre 42.0 y 52.7 % en cinco aislados de *P. capsici* y un aislado de *P. cinnamomi*. La respuesta biocontrol dependió en gran medida de la concentración bacteriana inicial, ya que la formación de esporangios y la liberación de zoosporas se suprimieron completamente a 1.0×10^8 UFC mL⁻¹, mientras que no se detectó efecto inhibitorio a concentraciones menores.

Observaciones microscópicas revelaron que las hifas y el micelio estaban cubiertos por células bacterianas, lo que sugiere una posible asociación entre la agregación bacteriana y alteraciones en el desarrollo de esporangios. Además, se confirmó la presencia del inóculo bacteriano en la rizósfera y el rizoplano de plantas de chile inoculadas. Sin embargo, el pretratamiento de las plantas de chile con JJR198 en distintos momentos previos a la inoculación del oomiceto (7, 3 o 0 días) no redujo la severidad de la enfermedad causada por *P. capsici* bajo las condiciones evaluadas.

Estos hallazgos resaltan el potencial de biocontrol *in vitro* de *Bacillus zhangzhouensis* JJR198 frente a múltiples aislados de *Phytophthora*; no obstante, su eficacia como inoculante vivo en plantas de chile resultó limitada bajo las condiciones evaluadas. En consecuencia, se requieren estudios adicionales para identificar los factores que restringen el desempeño *in planta* de JJR198.

Conflicto de interés. Los autores declaran no tener conflictos de interés en la publicación.

Financiamiento. Este trabajo recibió financiación por parte de SECIHTI, número de beca 2022-000002-01NACF-04856 y de la Universidad Autónoma de Aguascalientes a través del proyecto PIBT23-3.

Contribución de los autores. D.F.-R., N.A.C.-V. y J.J.L.-R.: diseñaron el trabajo, D.F.-R.: realizó los experimentos y escribió el manuscrito, N.A.C.-V.: proporcionó financiamiento parcial y recursos, N.A.C.-V., J.J.L.-R. y J.F.M.-D.: corrigieron y aprobaron el manuscrito final, J.F.M.-D.: validó y completó el análisis de datos de la

identificación molecular, S.P.F.-P.: proporcionó los aislados de *Phytophthora*, S.D.T.-Z. refinó las metodologías de laboratorio.

REFERENCIAS

- Akgül DS, and Mirik M. 2008. Biocontrol of *Phytophthora capsici* on pepper plants by *Bacillus megaterium* strains. Journal of Plant Pathology 90(1): 29-34. Available online: <https://www.jstor.org/stable/41998455>
- Alp Ş, Çığ A, and Bayram M. 2024. *Acacia cyanophylla* (Lindley) Tohumlarının Çimlenmesinde *Bacillus zhangzhouensis* Bakteri Irkı ve GA3'ün Etkileri. Düzce Üniversitesi Orman Fakültesi Ormancılık Dergisi 20(Özel Sayı): 330-341. <https://doi.org/10.58816/duzceod.1558964>
- Anil P, Tabiyo K, Rahul K, and Trivedy K. 2019. Isolation and molecular identification of potential bacterial antagonist for the management of brown leaf spot of mulberry. J Pharmacogn Phytochem 8(3): 4098-4103. Available online: <https://www.phytojournal.com/archives/2019/vol8issue3/PartBI/8-3-516-725.pdf>
- Aytenov IS, Bozorov TA, Zhang D, Samadiy SA, Muhammadova DA, et al. 2024. Uncovering the antifungal potential of plant-associated cultivable bacteria from the Aral Sea region against phytopathogenic fungi. Pathogens 13(7): 585. <https://doi.org/10.3390/pathogens13070585>
- Bezerra GA, Takita MA, Tosta CD, Ceccato-Antonini SR, and Rosa-Magr MM. 2022. Screening of plant growth-promoting bacteria isolated from sugarcane. Semina: Ciências Agrárias 43(4): 1757-1768. <https://doi.org/10.5433/1679-0359.2022v43n4p1757>
- Bhutani N, Maheshwari R, Kumar P, and Suneja P. 2021. Bioprospecting of endophytic bacteria from nodules and roots of *Vigna radiata*, *Vigna unguiculata* and *Cajanus cajan* for their potential use as bioinoculants. Plant Gene 28: 100326. <https://doi.org/10.1016/j.plgene.2021.100326>
- Carmona-Hernandez S, Reyes-Pérez J, Chiquito-Contreras R, Rincon-Enriquez G, Cerdan-Cabrera C, et al. 2019. Biocontrol of postharvest fruit fungal diseases by bacterial antagonists: a review. Agronomy 9(3): 121. <https://doi.org/10.3390/agronomy9030121>
- Carreiras J, Cruz-Silva A, Fonseca B, Carvalho RC, Cunha JP, et al. 2023. Improving grapevine heat stress resilience with marine plant growth-promoting rhizobacteria consortia. Microorganisms 11(4): 856. <https://doi.org/10.3390/microorganisms11040856>
- Chávez-Díaz I, Zavaleta-Mejía E, Aranda-Ocampo S, Delgadillo-Martínez J, Alarcón A, y Larsen J. 2016. Expresión de respuestas de defensa en chile jalapeño inoculado con agentes de control biológico de *Phytophthora capsici* Leo. <http://193.122.196.39:8080/handle/10521/3676>
- Emami S, Alikhani HA, Pourbabaei AA, Etesami H, Sarmadian, F, et al. 2019. Effect of rhizospheric and endophytic bacteria with multiple plant growth promoting traits on wheat growth. Environmental Science and Pollution Research 26(19): 19804-19813. <https://doi.org/10.1007/s11356-019-05284-x>
- FAO. 2023. Cultivos y productos de ganadería 2021. Cantidades de producción de ajíes y pimientos, verdes (*capsicum* y pimenta) por país 2021. Obtenido de <https://www.fao.org/faostat/es/#data/QCL/visualize>. Consulta marzo 2022
- Ferreira JHS, Mathee FN, and Thomas AC. 1991. Biological control of *Eutypa lata* on grapevine by an antagonistic strain of *Bacillus subtilis*. Phytopathology 81(3): 283. <https://doi.org/10.1094/Phyto-81-283>
- Fira D, Dimkić I, Berić T, Lozo J, and Stanković S. 2018. Biological control of plant pathogens by *Bacillus* species. Journal of Biotechnology 285: 44-55. <https://doi.org/10.1016/j.jbiotec.2018.07.044>
- Granke LL, Quesada-Ocampo L, Lamour K, and Hausbeck MK. 2012. Advances in research on *Phytophthora capsici* on vegetable crops in the United States. Plant Disease 96(11): 1588-1600. <https://doi.org/10.1094/PDIS-02-12-0211-FE>
- Hausbeck MK, and Lamour KH. 2004. *Phytophthora capsici* on vegetable crops: research progress and management challenges. Plant Disease 88(12): 1292-1303. <https://doi.org/10.1094/PDIS.2004.88.12.1292>
- Hayat M. 1981. Fixation for Electron Microscopy. USA. Academic. 501 p. https://libcatalog.usc.edu/discovery/fulldisplay?docid=alma991006869199703731&context=L&vid=01USC_INST:01USC&lang=en&search_scope=MyInst_and_CI&adaptor=Local%20Search%20Engine&tab=Everything&query=sub,exact,%20Fixatives%20,AND&mode=advanced&offset=0
- Hayat M. 1989. Principles & Techniques of Electron Microscopy, 3rd ed., USA. CRC Press. 469 p. https://books.google.com.mx/books/about/Principles_Techniques_of_Electron_Micros.html?id=2CdrAAAAMAAJ&redir_esc=y
- JEOL. 2000. JEOL Application Note. Specimen preparation Methods for scanning Electron Microscope.

- Karagoz K, Dadaşoğlu F, Mohammadi P, and Kotan R. 2018. Screening bacterial antagonists to common scab disease. Journal of Animal and Plant Sciences 28: 1068-1073. Available online: https://www.researchgate.net/publication/327012926_Screening_bacterial_antagonists_to_common_scab_disease
- Kim SG, Jang YL, Kim HY, Koh YJ, and Kim YH. 2010. Comparison of microbial fungicides in antagonistic activities related to the biological control of Phytophthora blight in chili pepper caused by *Phytophthora capsici*. The Plant Pathology Journal 26(4): 340-345. <https://doi.org/10.5423/PPJ.2010.26.4.340>
- Kim SG, Khan Z, Jeon YH, and Kim YH. 2009. Inhibitory Effect of *Paenibacillus polymyxa* GBR-462 on *Phytophthora capsici* causing Phytophthora blight in chili pepper. Journal of Phytopathology 157(6): 329-337. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0434.2008.01490.x>
- Kramer I, and Mau Y. 2023. Review: Modeling the Effects of salinity and sodicity in agricultural systems. Water Resources Research 59(6). <https://doi.org/10.1029/2023WR034750>
- Latijnhouwers M, de Wit P, and Govers F. 2003. Oomycetes and fungi: similar weaponry to attack plants. Trends in microbiology 11(10): 462-469. <https://doi.org/10.1016/j.tim.2003.08.002>
- Lee KJ, Kamala-Kannan S, Sub HS, Seong CK, and Lee GW. 2008. Biological control of Phytophthora blight in red pepper (*Capsicum annuum* L.) using *Bacillus subtilis*. World Journal of Microbiology and Biotechnology 24(7): 1139-1145. <https://doi.org/10.1007/s11274-007-9585-2>
- Lee SH, Cho YE, Park SH, Balaraju K, Park JW, Lee SW and Park K. 2013. An antibiotic fusaricidin: A cyclic depsipeptide from *Paenibacillus polymyxa* E681 induces systemic resistance against Phytophthora blight of red-pepper. Phytoparasitica 41(1): 49-58. <https://doi.org/10.1007/s12600-012-0263-z>
- Ley-López N, Márquez-Zequera I, Carrillo-Fasio JA, León-Félix J, Cruz-Lachica I, et al. 2018. Efecto de biocontrol e inhibición germinativa de *Bacillus* spp. sobre zoosporas de *Phytophthora capsici*. Mexican Journal of Phytopathology 36(2). <https://doi.org/10.18781/R.MEX.FIT.1711-2>
- Li Z, Long W, Zheng J, and Lei J. 2007. Isolation and identification of *Phytophthora capsici* in Guangdong Province and measurement of their pathogenicity and physiological race differentiation. Frontiers of Agriculture in China 1(4): 377-381. <https://doi.org/10.1007/s11703-007-0063-2>
- Liu Y, Lai Q, Du J, and Shao Z. 2016. *Bacillus zhangzhouensis* sp. Nov. And *Bacillus australimaris* sp. Nov. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology 66(3): 1193-1199. <https://doi.org/10.1099/ijsem.0.000856>
- Maheshwari R, Kumar P, Bhutani N and Suneja P. 2022. Exploration of plant growth-promoting endophytic bacteria from *Pisum sativum* and *Cicer arietinum* from South-West Haryana. Journal of Basic Microbiology 62(7): 857-874. <https://doi.org/10.1002/jobm.202100575>
- Molina-Garza ZJ, Cázares-Jaramillo GE, Ibarra-Gómez JC y Galaviz-Silva L. 2021. Actividad antagónica de bacterias aisladas de ecosistemas marinos frente a *Vibrio parahaemolyticus* AHPND como patógeno de camarón en cultivos. AquaTechnica: Revista Iberoamericana de Acuicultura 3(2): 78. <https://doi.org/10.33936/at.v3i2.3800>
- Moridshahi R, Bahreini M, Sharifmoghaddam M and Asoodeh A. 2020. Biochemical characterization of an alkaline surfactant-stable keratinase from a new keratinase producer, *Bacillus zhangzhouensis*. Extremophiles 24(5): 693-704. <https://doi.org/10.1007/s00792-020-01187-9>
- Niu-Niu B, Zhi-Ying F and Chan C. 2023. Application of protease-producing *Bacillus zhangzhouensis* sp. From the sea in fast-brewed fish sauce. China Condiment 48(8): 90-97. Available online: <https://www.cabidigitallibrary.org/doi/full/10.5555/20230348850>
- Rangel-Sánchez G, Castro-Mercado E and García-Pineda E. 2014. Avocado roots treated with salicylic acid produce phenol-2,4-bis (1,1-dimethylethyl), a compound with antifungal activity. Journal of Plant Physiology 171(3-4): 189-198. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2013.07.004>
- Retes-Manjarrez JE, Rubio-Aragón WA, Márquez-Zequera I, Cruz-Lachica I, García-Estrada RS, et al. 2020. Novel sources of resistance to *Phytophthora capsici* on pepper (*Capsicum* sp.) landraces from Mexico. The Plant Pathology Journal 36(6): 600-607. <https://doi.org/10.5423/PPJ.OA.07.2020.0131>
- Reyes-Tena A, Rodríguez-Alvarado G, Fernández-Pavía SP, Pedraza-Santos ME, Larsen J, et al. 2020. Morphological characterization of *Phytophthora capsici* isolates from Jalisco and Michoacán, Mexico. Mexican Journal of Phytopathology 39(1). <https://doi.org/10.18781/R.MEX.FIT.2007-5>
- Ristaino JB. 1990. Intraspecific variation among isolates of *Phytophthora capsici* from pepper and cucurbit fields in North Carolina. Phytopathology 80(11): 1253. <https://doi.org/10.1094/phyto-80-1253>
- Romero-Correa MT, Villa-Gómez R, Castro-Mercado E and García-Pineda E. 2014. The avocado defense compound phenol-2,4-bis (1,1-dimethylethyl) is induced by arachidonic acid and acts via the inhibition of hydrogen peroxide production by pathogens. Physiological and Molecular Plant Pathology 87: 32-41. <https://doi.org/10.1016/j.pmp.2014.05.003>

- Ruginescu RM, Cojoc R, Enache M, and Lazăr V. 2018. Preliminary characterization of a cellulase producing bacterial strain isolated from a Romanian hypersaline lake. *Journal of Environmental Protection* 09(10): 1066-1081. <https://doi.org/10.4236/jep.2018.910066>
- Sánchez-Gurrola C, Gómez-Dorantes N, Rodríguez-Alvarado G, Fernández-Pavía SP and Ávila-Quezada G. 2019. Variabilidad morfológica y sensibilidad de *Phytophthora capsici* causando marchitez en chile pimienta morrón en Chihuahua, México. *Mexican Journal of Phytopathology* 37(1). <https://doi.org/10.18781/R.MEX.FIT.1904-4>
- Sang MK, Kim JD, Kim BS and Kim KD. 2011. Root treatment with rhizobacteria antagonistic to *Phytophthora* blight affects anthracnose occurrence, ripening, and yield of pepper fruit in the plastic house and field. *Phytopathology* 101(6): 666-678. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-08-10-0224>
- Sang MK, and Kim KD. 2012. The volatile-producing *Flavobacterium johnsoniae* strain GSE09 shows biocontrol activity against *Phytophthora capsici* in pepper. *Journal of Applied Microbiology* 113(2): 383-398. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2672.2012.05330.x>
- Sanger F, Nicklen S and Coulson A. 1977. DNA sequencing with chain-terminating inhibitors. *Proceedings of the national academy of sciences* 74(12): 5463-5467. <https://doi.org/10.1073/pnas.74.12.5463>
- Shahid M, Hameed S, Imran A, Ali S and van Elsas JD. 2012 Root colonization and growth promotion of sunflower (*Helianthus annuus* L.) by phosphate solubilizing *Enterobacter* sp. Fs-11. *World Journal of Microbiology and Biotechnology* 28(8):2749-58. <https://doi.org/10.1007/s11274-012-1086-2>. Epub 2012 Jun 20. PMID: 22806201.
- Shankar M, Ponraj P, Ilakkiam D and Gunasekaran P. 2011. Root colonization of a rice growth promoting strain of *Enterobacter cloacae*. *J Basic Microbiol.* (5):523-30. <https://doi.org/10.1002/jobm.201000342>.
- SIAP. 2024. Servicio De Información Agroalimentaria y Pesquera. Anuario Estadístico de la Producción Agrícola. Obtenido de https://nube.agricultura.gob.mx/cierre_agricola/ Consulta: enero 2025.
- Silva-Rojas H, Fernández-Pavía SP, Góngora-Canul C, Macías-López BC and Ávila-Quezada GD. 2009. Distribución espacio-temporal de la marchitez del chile en Chihuahua e identificación del agente causal *Phytophthora capsici*. *Mexican Journal of Phytopathology* 27: 134-147. Available online: http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0185-33092009000200006&lng=es&nrm=iso. ISSN 2007-8080.
- Soliman MO, Suleiman WB, Roushdy MM, Elbatrawy EN and Gad, AM. 2022. Characterization of some bacterial strains isolated from the Egyptian eastern and northern coastlines with antimicrobial activity of *Bacillus zhangzhouensis* OMER4. *Acta Oceanologica Sinica* 41(3): 86-93. <https://doi.org/10.1007/s13131-021-1926-8>
- Tamura K, Stecher G and Kumar S. 2021. MEGA11: Molecular evolutionary genetics analysis version 11. *Molecular Biology and Evolution* 38(7), 3022-3027. <https://doi.org/10.1093/molbev/msab120>
- Xu S and Kim BS. 2016. Evaluation of *Paenibacillus polymyxa* strain SC09-21 for biocontrol of *Phytophthora* blight and growth stimulation in pepper plants. *Tropical Plant Pathology* 41(3): 162-168. <https://doi.org/10.1007/s40858-016-0077-5>
- Xu SJ, Jing ZQ, Guo ZJ, Li QQ and Zhang XR. 2020. Growth-promoting and disease-suppressing effects of *Paenibacillus polymyxa* strain YCP16-23 on pepper (*Capsicum annuum*) plants. *Tropical Plant Pathology* 45(4): 415-424. <https://doi.org/10.1007/s40858-020-00360-x>
- Zhang S, White TL, Martinez MC, McInroy JA, Kloepper JW, et al. 2010. Evaluation of plant growth promoting rhizobacteria for control of *Phytophthora* blight on squash under greenhouse conditions. *Biological Control* 53:129-135. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2009.10.01>