

Accepted Manuscript / Manuscrito Aceptado

Title Paper/Título del artículo:

Control biológico de la marchitez del chile (*Capsicum annuum* L.) mediante filtrados de *Bacillus subtilis* (Ehrenberg)

Biological control of chili wilt (*Capsicum annuum* L.) by *Bacillus subtilis* (Ehrenberg) filtrates

Authors/Autores: Ramírez-Méndez, J. E., Tucuch-Pérez, M. A., Gallegos-Morales, G., Jasso de Rodríguez, D., López-González, R. C. I., Hernández-Castillo, F. D.

ID: e1933

DOI: <https://doi.org/10.15741/revbio.13.e1933>

Received/Fecha de recepción: March 13th 2025

Accepted /Fecha de aceptación: April 20th 2026

Available online/Fecha de publicación: May 20th 2026

Please cite this article as/Como citar este artículo: Ramírez-Méndez, J. E., Tucuch-Pérez, M. A., Gallegos-Morales, G., Jasso de Rodríguez, D., López-González, R. C. I., Hernández-Castillo, F. D. (2026). Biological control of chili wilt (*Capsicum annuum* L.) by *Bacillus subtilis* (Ehrenberg) filtrates. *Revista Bio Ciencias*, 13, e1933. <https://doi.org/10.15741/revbio.13.e1933>

This is a PDF file of an unedited manuscript that has been accepted for publication. As a service to our customers we are providing this early version of the manuscript. The manuscript will undergo copyediting, typesetting, and review of the resulting proof before it is published in its final form. Please note that during the production process errors may be discovered which could affect the content, and all legal disclaimers that apply to the journal pertain.

Este archivo PDF es un manuscrito no editado que ha sido aceptado para publicación. Esto es parte de un servicio de Revista Bio Ciencias para proveer a los autores de una versión rápida del manuscrito. Sin embargo, el manuscrito ingresará a proceso de edición y corrección de estilo antes de publicar la versión final. Por favor note que la versión actual puede contener errores de forma.

Artículo original

Control biológico de la marchitez del chile (*Capsicum annuum* L.) mediante filtrados de *Bacillus subtilis* (Ehrenberg).

Biological control of chili wilt (*Capsicum annuum* L.) by *Bacillus subtilis* (Ehrenberg) filtrates.

Control de la marchitez del chile con *Bacillus subtilis*

/ Control of chili wilt with *Bacillus subtilis*

Ramírez-Méndez, J. E.¹ (0000-0001-7044-3972^{id}), Tucuch-Pérez, M. A.¹ (0000-0002-6978-8145^{id}), Gallegos-Morales, G.² (0000-0001-9041-6904^{id}), Jasso de Rodríguez, D.² (0000-0002-0823-3605^{id}), López-González, R. C.³ (0000-0001-8731-6099^{id}), Hernández-Castillo, F. D.² (0000-0002-1096-0959^{id})*.

¹Departamento de Botánica. Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. Calzada Antonio Narro 1923, Buenavista. CP. 25315. Saltillo, Coahuila, México.

²Departamento de Parasitología. Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. Calzada Antonio Narro 1923, Buenavista. CP. 25315. Saltillo, Coahuila, México.

³Tecnológico Nacional de México, Instituto Tecnológico de Ciudad Valles, Carretera al Ingenio Plan de Ayala Vista Hermosa, CP. 79010 Ciudad. Valles, San Luis Potosí.

*Corresponding Author:

[Francisco Daniel Hernández-Castillo](mailto:franccodaniel@uaaan.com). Dpto de Parasitología Unidad académica. Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. Calzada Antonio Narro 1923, Buenavista. CP. 25315. Saltillo, Coahuila, México. Teléfono: (844) 1963565. E-mail: jeedrm-uaaan@hotmail.com

RESUMEN

El objetivo del presente trabajo fue evaluar la actividad antagonista de filtrados de *Bacillus subtilis* contra agentes causales de la marchitez en chile. La producción de sideróforos en filtrados se realizó mediante ensayo en agar Cromo Azurol S y prueba de tetrazolio (tipo hidroxamato). Se realizaron ensayos *in vitro* para evaluar la inhibición contra *Fusarium oxysporum*, *Pythium aphanidermatum*, *Rhizoctonia solani*. Se evaluaron la incidencia, severidad y parámetros morfométricos de la enfermedad en plantas bajo un diseño de bloques completos al azar en invernadero. Los filtrados fueron positivos para sideróforos, incluyendo los del tipo hidroxamato, e inhibieron el 100 % del crecimiento de *F. oxysporum* y *R. solani* a concentraciones del 50 % y 12.5 % respectivamente, mientras que para *P. aphanidermatum* mostraron una inhibición del 34.85 % a una concentración del 50 %. Se observó un daño celular en *F. oxysporum* y *R. solani* a concentraciones entre 5.1 % y 4.5 % respectivamente, observando un efecto nulo para *P. aphanidermatum*. En invernadero, los filtrados redujeron significativamente la incidencia y severidad de la enfermedad en plantas inoculadas por *F. oxysporum* y *R. solani*. El uso de los filtrados producidos por *B.*

subtilis representa una alternativa viable para el control de la marchitez en Chile causada por estos fitopatógenos.

PALABRAS CLAVE:

Bacillus subtilis, filtrados bacterianos, sideróforos, evaluación antifúngica, marchitez en Chile.

ABSTRACT

The objective of the present work was to evaluate the antagonistic activity of *Bacillus subtilis* filtrates against causal agents of chili wilt. Siderophore production in filtrates was assessed using the Chromium Azurol S agar assay and the tetrazolium test (hydroxamate type). *In vitro* assays were performed to evaluate inhibition against *Fusarium oxysporum*, *Pythium aphanidermatum*, and *Rhizoctonia solani*. Disease incidence, severity, and morphometric parameters were evaluated in plants under a randomized complete block design in a greenhouse. The filtrates were positive for siderophores, including hydroxamate-type siderophores, and inhibited 100 % of the growth of *F. oxysporum* and *R. solani* at concentrations of 50 % and 12.5 %, respectively, while for *P. aphanidermatum*, they inhibited growth by 34.85 % at 50 %. Cell damage was observed for *F. oxysporum* and *R. solani* at concentrations between 5.1 % and 4.5 %, respectively, with no effect for *P. aphanidermatum*. In greenhouse, the filtrates significantly reduced disease incidence and severity in plants inoculated with *F. oxysporum* and *R. solani*. The use of filtrates produced by *B. subtilis* represents a viable alternative for controlling chili wilt caused by these phytopathogens.

KEY WORDS

Bacillus subtilis, bacterial filtrates, siderophore, antifungal evaluation, chili wilt.

Introducción

El cultivo de Chile (*Capsicum annum* L.) es uno de los cultivos más importantes a nivel mundial debido a su amplio uso y versatilidad. Entre las variedades más populares se encuentran el jalapeño, habanero y serrano (Lozada *et al.*, 2023). En México, los estados de Sinaloa (751, 840 t), Chihuahua (701, 392 t), Zacatecas (480, 694 t), San Luis Potosí (324, 870 t) y Sonora (187, 591 t) contribuyeron con el 74.9 % de la producción nacional de Chile, en una superficie de cultivo de 165,226 ha. Durante el año 2023, Estados Unidos se posicionó como el principal mercado de exportación del Chile cultivado en México, generando ingresos superiores a los 1,047 millones de dólares (SADER, 2023). Sin embargo, este cultivo enfrenta numerosos problemas fitosanitarios, siendo uno de los más importantes el marchitamiento causado por un complejo de hongos y oomicetos fitopatógenos, entre los que destacan *Fusarium oxysporum* Schldt, *Rhizoctonia solani* Kühn y *Pythium aphanidermatum* (Edson) Fitzp., los cuales afectan significativamente el rendimiento del cultivo de Chile (Wu *et al.*, 2019; Jiménez-Pérez *et al.*, 2023). Tradicionalmente, el control de la marchitez ha sido realizado mediante el uso de fungicidas sintéticos. No obstante, su aplicación constante e indiscriminada ha contribuido tanto a la contaminación ambiental como al

desarrollo de resistencia en los agentes causales de la enfermedad (Kolaei *et al.*, 2013). Se han reportado cepas de *Rhizoctonia solani* resistentes a fungicidas como pencycuron (Osorio-Hernández *et al.*, 2016), así como especies de *Fusarium* que han desarrollado resistencia a grupos clave de fungicidas, incluidos los triazoles, fenilpirroles y benzimidazoles, en diversas regiones del mundo (Naqvi *et al.*, 2025). Actualmente, se buscan alternativas más sustentables y eficientes para su control. Una de ellas es el uso de microorganismos benéficos como una estrategia efectiva para la prevención y manejo de fitopatógenos. *Bacillus subtilis* Ehrenberg es uno de los agentes microbianos más empleados para el biocontrol directo de fitopatógenos y la activación indirecta de los sistemas de defensa en las plantas (Wu *et al.*, 2019; Grahovac *et al.*, 2023). La actividad de biocontrol de *Bacillus*, se atribuye a su capacidad para sintetizar compuestos antimicrobianos como sideróforos y enzimas que degradan la pared celular de los patógenos, lo que afecta significativamente su desarrollo y crecimiento (Ongena & Jacques, 2008; Falardeau *et al.*, 2013; Mardanova *et al.*, 2017). Los sideróforos, son compuestos que quelan (secuestran) el hierro, limitando su biodisponibilidad para los hongos fitopatógenos. Entre los principales tipos de sideróforos producidos por bacterias se encuentran los hidroxamatos, los cuales se ha reportado y demostrado mostrado sus propiedades antifúngicas (Radhakrishnan *et al.*, 2014). El objetivo del presente trabajo fue evaluar la actividad antagonista, tanto *in vitro* como en invernadero, de filtrados de *B. subtilis* (FBS) BYT07 contra *F. oxysporum*, *R. solani* y *P. aphanidermatum*, agentes causales de la marchitez de Chile.

Material y Métodos

Obtención de microorganismos

La cepa de *B. subtilis* codificada con la clave "BYT07", y los fitopatógenos *F. oxysporum*, *P. aphanidermatum* y *R. solani* (códigos de acceso en GenBank PQ571194, PQ571194 y PQ571162, respectivamente) fueron proporcionados por el Dr. Francisco Daniel Hernández Castillo, responsable del Laboratorio de Micología y Biotecnología de la Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro y reactivados en medio de cultivo agar papa dextrosa (PDA) y en las condiciones de temperatura e incubación recomendadas por el laboratorio.

Preparación de los filtrados de *Bacillus subtilis* BYT07

La preparación de los FBS se realizó siguiendo la metodología descrita por Abdelmoteleb *et al.* (2017), con algunas modificaciones. La cepa de *B. subtilis* BYT07 se inoculó en 250 mL de caldo Luria-Bertani (LB) y se incubó en un agitador orbital a 150 rpm a 30 °C durante 36 h. La suspensión bacteriana se recolectó y centrifugó a 10,000 rpm durante 10 min a 4 °C. El sobrenadante obtenido se filtró mediante filtros de nylon de 0,22 µm.

Detección e identificación de sideróforos

Para evaluar la producción de sideróforos se utilizó la metodología descrita por Nithyapriya *et al.*, (2021). Se inocularon 5 µL (10⁶ células/mL) de cada aislado en el centro de placas de agar Cromo Azuro S (CAS). Y se incubaron a 30 °C durante 48 h. Para la detección de sideróforos tipo hidroxamato, se utilizó la prueba de tetrazolio

de Snow (1954). Se adicionaron 1 a 2 gotas de hidróxido de sodio (NaOH) 2 N a 1 mL de sobrenadante de cultivo, adicionando con 100 μ L de cloruro de 2,3,5-trifeniltetrazolio, para la observación de la formación de un color rojo intenso como resultado positivo de la presencia de sideróforos del tipo de hidroxamato.

Efectividad antifúngica de filtrados de *Bacillus subtilis* sobre *Fusarium oxysporum* por el método de microdilución

Se utilizó la metodología descrita por Tucuch-Pérez *et al.* (2020), empleando placas de poliestireno de 96 pozos. El experimento se llevó a cabo bajo un diseño experimental completamente al azar, con tres repeticiones, considerando una microplaca por repetición. Se colocaron 110 μ L de medio líquido Sabaraud y 40 μ L de cloruro de 2,3,5-trifeniltetrazolio en todos los pocillos, a la columna fue el control negativo (sin hongo), posteriormente a partir de la columna dos se agregó una suspensión de esporas (1×10^6 conidios/mL) de *F. oxysporum* en todos los pocillos, y de la columna 3 a la 12 los tratamientos con los FBS del 50 hasta el 0.09 % de concentración. Estas fueron incubadas a 28 ± 2 °C durante 72 h y, posteriormente, se midió la absorbancia a 490 nm utilizando un espectrofotómetro (Thermo Scientific Multiskan Go 51119200, USA). El porcentaje de inhibición se calculó con la fórmula propuesta por Moreno-Limón *et al.* (2011): Porcentaje de crecimiento (%) = $(A - B) / C * 100$. Donde: A = Absorbancia del tratamiento B = Absorbancia del testigo negativo C = Absorbancia del testigo positivo. Porcentaje de inhibición = $100 - \text{Porcentaje de crecimiento}$.

Efectividad antifúngica de filtrados de *Bacillus subtilis* sobre *Pythium aphanidermatum* y *Rhizoctonia solani* por el método de medio envenenado

La actividad antifúngica para *P. aphanidermatum* y *R. solani* se evaluó mediante el método de medio envenenado propuesto por Jasso de Rodríguez *et al.* (2011). El experimento se llevó a cabo bajo un diseño completamente al azar, con cuatro repeticiones por tratamiento, los cuales consistieron en concentraciones de FBS del 50 % al 0.09 % (similares a las empleadas en el ensayo en microplaca). Se incluyó un control positivo sin tratamiento (solo crecimiento del hongo). Se colocaron discos de 0.5 mm de diámetro con micelio activo de *P. aphanidermatum* y *R. solani*, con siete días de crecimiento en medio PDA, sobre el medio envenenado (medio con los FBS) y se mantuvieron a 28 ± 2 °C. Se midió diariamente el crecimiento radial de los hongos utilizando un vernier RexQualis (modelo Gerenicy), y el experimento concluyó cuando el control positivo cubrió por completo la superficie de la placa de Petri. El porcentaje de inhibición se calculó utilizando la siguiente fórmula: Porcentaje de inhibición = $(DC - DT) / DC * 100$. Donde: DC = Diámetro del control negativo. DT = Diámetro de las diferentes concentraciones de FBS.

Efecto de filtrados de *Bacillus subtilis* sobre las estructuras celulares de *Fusarium oxysporum*, *Pythium aphanidermatum* y *Rhizoctonia solani*

Para evaluar la alteración causada por los FBS sobre *F. oxysporum*, *P. aphanidermatum* y *R. solani* se utilizó la metodología descrita por Khalili *et al.* (2023), con algunas modificaciones. En tubos Eppendorf de 1000 μ L se mezclaron 50 μ L de una suspensión de esporas de *F. oxysporum* (1×10^6 conidios/mL), 51 μ L de FBS y

se aforo con medio líquido Sabourad hasta alcanzar 1000 μL . En el caso de *P. aphanidermatum*, se utilizaron 50 μL de una suspensión de 1×10^6 oogonios/mL, con 878 μL de FBS y se aforó el volumen a 1000 μL con medio Sabouraud. Finalmente, para *R. solani*, se utilizó la metodología propuesta por Wu *et al.* (2019), con algunas modificaciones. Se tomó un explante de 0.5 mm de un cultivo de *R. solani* con 7 días de crecimiento y se mezcló con 48 μL los FBS y se aforo a 1000 μL con medio líquido Sabouraud. Las dosis utilizadas en los tratamientos correspondieron a los valores de CI_{50} obtenidos en las pruebas de microdilución y medio envenenado, siendo 5.1 % para *F. oxysporum*, 87.8 % para *P. aphanidermatum* y 4.8 % para *R. solani*. El control positivo consistió en con solo medio líquido Sabourad. Finalmente, los hongos se incubaron a 28 ± 2 °C, bajo agitación (150 rpm), durante 7 días. Se evaluaron los cambios morfológicos de los hongos utilizando un microscopio óptico con aumentos de 40X y 100X. Cada experimento se realizó por triplicado.

Actividad biológica de filtrados de *Bacillus subtilis* sobre *Fusarium oxysporum*, *Pythium aphanidermatum* y *Rhizoctonia solani* bajo condiciones de invernadero

El experimento se realizó en un invernadero perteneciente al Departamento de Parasitología de la Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro (UAAAN), ubicada en Saltillo, Coahuila, México ($25^{\circ}21'08.01''$ N, $101^{\circ}01'38.00''$ O), durante el ciclo primavera-verano de 2023. Durante el desarrollo del bioensayo, se registraron diariamente la temperatura ambiental (23 ± 5 °C) y la humedad relativa (60 ± 7 %), utilizando un termohigrómetro digital Extech (modelo 445815). El símbolo " \pm " representa la desviación estándar, indicando la variabilidad de los datos con respecto al valor promedio registrado durante el ensayo.

Se utilizaron semillas de chile serrano variedad Tampiqueño 74. Para la inoculación de *F. oxysporum*, se siguió la metodología propuesta por Silva-Lima *et al.* (2019), con algunas modificaciones. Se realizaron cortes en las raíces de las plántulas, y se sumergieron en una solución de esporas a concentración de 1×10^6 conidios/mL. La inoculación de *P. aphanidermatum* y *R. solani* se realizó utilizando explantes de 0.5 mm con 7 días de crecimiento, los cuales se colocaron directamente en la zona radicular de las plantas.

Se utilizó un diseño experimental de bloques completamente al azar. Se evaluaron los siguientes tratamientos: T1 = Control positivo de *F. oxysporum*, T2 = FBS sobre *F. oxysporum* (57.6 % dosis de la IC_{90} obtenida en prueba *in vitro* de microdilución contra *F. oxysporum*), T3 = Control positivo de *P. aphanidermatum*, T4 = FBS sobre *P. aphanidermatum* (100 % dosis establecida de la IC_{90} obtenida en prueba de medio envenenado contra *P. aphanidermatum*), T5 = Control positivo de *R. solani*, T6 = FBS sobre *R. solani* (52.8 % dosis de la IC_{90} obtenida en prueba de medio envenenado contra *R. solani*) y T7 = Control negativo (sin aplicación de hongo o FBS). Se realizaron 3 repeticiones por tratamiento, con un total de 6 aplicaciones, la primera aplicación después de la inoculación de los patógenos y las siguientes cada siete días durante 45 días. Las aplicaciones se realizaron por vía drench y foliar, utilizando 6 mL y 3 mL, respectivamente.

Se evaluaron las variables de incidencia y severidad de la enfermedad, así como aspectos morfométricos que incluyeron el peso fresco y seco de la biomasa aérea y radicular, los cuales fueron determinados con una balanza electrónica Velab (modelo VE-1000). La altura de la planta y la longitud de la raíz se midieron con un flexómetro, mientras que el diámetro del tallo se obtuvo utilizando un vernier digital RexQualis (modelo Gerenicy). El contenido de clorofila en las hojas se evaluó utilizando un medidor SPAD 502 Plus (modelo SP02900P) de la marca Minolta. Además, se registraron el peso, número y tamaño de los frutos. La incidencia de la enfermedad se calculó mediante la siguiente fórmula: Incidencia (I) = (Número de plantas afectadas / Número total de plantas) x 100.

Para evaluar la severidad de la enfermedad, se utilizó la escala propuesta por Bejarano-Alcázar *et al.* (1996), considerando el porcentaje de follaje afectado la evaluación fue la siguiente: 0 = sin síntomas; 1 = 1 % a 33 % de follaje afectado; 2 = 1 % a 33 % de follaje afectado con decoloración vascular; 3 = 34 % a 66 % de follaje afectado; 4 = 34 % a 66 % de follaje afectado con decoloración vascular; 5 = 67 % a 100 % de follaje afectado; 6 = 67 % a 100 % de follaje afectado con decoloración vascular; 7 = planta muerta.

Análisis estadístico

Para determinar las IC₅₀₋₉₀ en los ensayos *in vitro*, se realizó un análisis Probit. Los parámetros evaluados en invernadero fueron sometidos a análisis de varianza (ANOVA) y a la prueba de comparación de medias de Tukey ($p \leq 0.05$), en el software SAS 9.0.

Resultados y Discusión

Detección e identificación de sideróforos

En el ensayo CAS, se observó una reacción positiva para la producción de sideróforos, debido a la formación de un halo naranja alrededor de la colonia en la placa. La detección de sideróforos tipo hidroxamato, se observó la aparición de un color rojo intenso (Figura 1), confirmando así la presencia de este tipo de sideróforos en los FBS. Se ha reportado ampliamente que la síntesis de sideróforos está vinculada a la promoción del crecimiento vegetal y la actividad antagonista contra fitopatógenos (Mardanova *et al.*, 2016). En una investigación realizada por Yu *et al.* (2011), se detectó que *B. subtilis* producía sideróforos en el medio CAS, y que tuvo la capacidad de inhibir el crecimiento de 15 hongos fitopatógenos, con tasas de inhibición que variaron entre el 19.26 % y el 94.07 %. Se ha reportado que el género *Bacillus* produce sideróforos (Rudakova *et al.*, 2023), y en particular, *B. subtilis* en presencia de estos metabolitos secundarios, ha demostrado actividad antifúngica contra *R. solani*, *Botrytis cinerea* Pers: Fr., *F. oxysporum*, *Alternaria alternata* (Fries) Keissler, *Cochliobolus heterostrophus* Drechsler y *Nigrospora oryzae* (Berk. & Broome) (Ahmad *et al.*, 2017). Entre los sideróforos con propiedades antifúngicas, destacan los hidroxamatos. Por ejemplo, la bacteria fijadora de nitrógeno *Rhizobium meliloti* Dangeard produce el hidroxamato Rhizobactin, que mostró actividad antifúngica contra *Macrophomina phaseolina* (Tassi) Goidd, agente causal de podredumbre en diversos cultivos (Arora *et al.*, 2001). Así mismo *Azotobacter chroococcum* Beijerinck, otra bacteria fijadora de nitrógeno produce el hidroxamato

vibrioferina, la cual mostró actividad contra *Fusarium* spp. y *Ustilina zonata* (Lev.) Sacc. (Sayyed *et al.*, 2013). Además, otras bacterias no fijadoras de nitrógeno como *Pseudomonas koreensis* también producen un hidroxamato con actividad antifúngica contra *Cephalosporium maydis* Samra (Ghazy & El-Nahrawy, 2021).

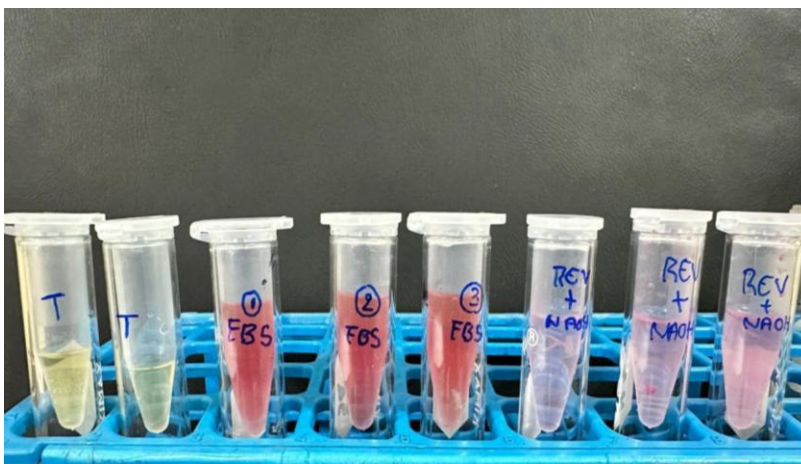


Figura 1. Pruebas de producción de Sideróforos tipo Hidroxamato. T: Solo Filtrados de *Bacillus subtilis*. FBS: Rev (cloruro de 2,3,5-trifeniltetrazolio) + Hidróxido de Sodio (NaOH 2 N) + T. Blanco: Rev. + NaOH 2 N sin FBS.

Evaluación de la actividad antifúngica de filtrados de *Bacillus subtilis* contra *Fusarium oxysporum*, *Pythium aphanidermatum* y *Rhizoctonia solani* mediante ensayos *in vitro*

Los FBS demostraron una alta capacidad de inhibición sobre *F. oxysporum* y *R. solani*, mientras que *P. aphanidermatum* presentó una menor susceptibilidad al tratamiento (Figura 1). En cuanto a los valores de IC₅₀ y IC₉₀, *F. oxysporum* y *R. solani* fueron estadísticamente similares, mientras que *P. aphanidermatum* presentó valores significativamente diferentes (Tukey, $p \leq 0.05$) (Tabla 1). Los resultados obtenidos mediante la técnica de microdilución en microplaca (Figura 2) demostraron que los FBS tuvieron un efecto inhibitorio sobre *F. oxysporum*, alcanzando una inhibición del 100 % a partir de una concentración del 25 %, con valores de IC₅₀₋₉₀ de 5.1 % y 57.6 %, respectivamente. En cuanto a la metodología de medio envenenado, los resultados obtenidos indicaron que los FBS lograron una inhibición del 100 % en *R. solani* a partir de una concentración del 12.5 %. Los valores de CI₅₀₋₉₀ para *R. solani* fueron de 4.8 % y 52.8 %, respectivamente, mostrando una similitud estadística con los resultados obtenidos para *F. oxysporum*. En contraste, el oomiceto *P. aphanidermatum* mostró mayor resistencia, alcanzando una inhibición máxima del 34.85 % a una concentración del 50 %. En el caso de *P. aphanidermatum*, se observaron valores más altos, con una IC₅₀ de 87.8 % y una IC₉₀ de 6.8×10^2 . Actualmente, se han reportado diversas investigaciones que emplean FBS para el control de hongos y oomicetos fitopatógenos. Por ejemplo, Kelemu & Badel (1994)

reportaron que el filtrado crudo de *B. subtilis* al 60 % de concentración inhibió a *Colletotrichum gloeosporioides* (Penz.) Penz. & Sacc., *R. solani* y *Phytophthora parasitica* Dastur, con eficacia comparable al fungicida comercial benomyl. Por otro lado, Abdelmoteleb *et al.* (2017) compararon la actividad antifúngica del cultivo dual y del FBS, encontrando que el cultivo dual fue más efectivo que el filtrado en inhibir el crecimiento de los patógenos *Scierotium rolfsii* Saccardo, *B. cinerea*, *Macrophomina* sp. y *C. gloeosporioides*.

Tabla 1. Valores de las concentraciones inhibitorias al 50 y 90 % (IC₅₀₋₉₀) de los filtrados de *Bacillus subtilis* sobre *Fusarium oxysporum*, *Pythium aphanidermatum* y *Rhizoctonia solani* in vitro expresado en %.

Fitopatógeno	IC ₅₀	IC ₉₀
<i>Fusarium oxysporum</i>	5.1 ^b	57.6 ^b
<i>Pythium aphanidermatum</i>	87.8 ^a	6.8×10 ^{2a}
<i>Rhizoctonia solani</i>	4.8 ^b	52.8 ^b

*= Los valores con la misma letra en cada columna son estadísticamente iguales ($p < 0.05$).

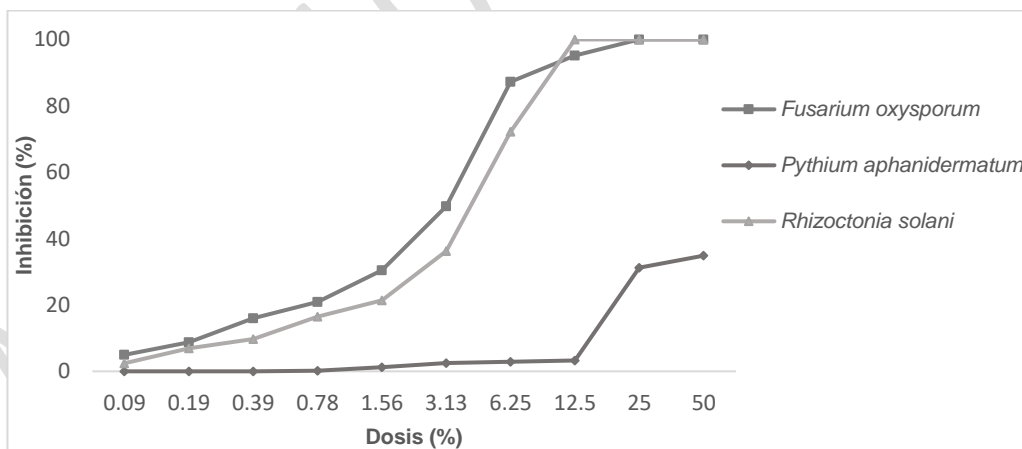


Figura 2. Inhibición de *Fusarium oxysporum* por método de microdilución en microplaca y *Pythium aphanidermatum* y *Rhizoctonia solani* por el método de medio envenenado por filtrados de *Bacillus subtilis*.

Efecto de los extractos de filtrados de *Bacillus subtilis* sobre estructuras celulares de *Fusarium oxysporum*, *Pythium aphanidermatum* y *Rhizoctonia solani*

En el caso de *F. oxysporum*, los FBS mostraron un aumento en la permeabilidad de las membranas de los conidios, lo que posiblemente provocó las alteraciones morfológicas observadas en el tratamiento (Figura 3 A-C), estos efectos se observaron a una dosis del 5.1 %, correspondiente a la IC₅₀ de los ensayos *in vitro*. En contraste, el control absoluto (Figura 3 D y E) mostró conidios intactos, observándose incluso germinación. Para *P. aphanidermatum*, tanto el micelio como los oogonios permanecieron intactos a una concentración del 87.8 % (dosis IC₅₀) (Figura 3 F-H), mostrando características morfológicas similares a las observadas en el control absoluto (Figura 3 I-J). Sin embargo, en el caso de *R. solani*, los FBS provocaron desorganización estructural en el citoplasma de las hifas, junto con hipertrofia o hinchazón de estas y presencia de depósitos intracelulares (4.8 %, dosis IC₅₀) (Figura 3 K-M). Estas alteraciones contrastaron claramente con el control absoluto (Figura 3 N), donde las hifas mantuvieron estructuras intactas. Diversos estudios han demostrado que algunas especies del género *Bacillus* producen compuestos antifúngicos que actúan sobre las estructuras de hongos fitopatógenos (Lu *et al.*, 2017; Villarreal-Delgado *et al.*, 2018). En una investigación realizada por Liu *et al.* (2014) reportaron que las tres isoformas de lipopeptidos producidas por *B. subtilis* (surfactina, iturina y fengicina), tienen la capacidad de influir en la germinación de esporas y alterar la permeabilidad de la membrana de los hongos *Alternaria solani* (Ellis & Martin), *F. sambucinum*, *Rhizopus stolonifer* (Ehrenberg: Fries) Vuillemin y *Verticillium dahliae* Klebahn. Por otra parte, Mardanova *et al.* (2017) reportaron que dos cepas de *B. subtilis* tenían la capacidad de producir enzimas hidrolíticas y otros metabolitos antimicrobianos como sideróforos, al evaluar la capacidad antifúngica de estas cepas encontraron que tenían efecto en la disminución de la propagación de *F. solani*, causando alteraciones en la morfología del micelio, como distorsiones y células hinchadas similares a clamidosporas, además de inhibir la formación de esporas en *Fusarium sp.* Por otro lado, Abdelmoteleb *et al.* (2017) reportaron que *B. subtilis* ALICA provocó alteraciones morfológicas como daño, hinchazón, ruptura, distorsiones y morfología anormal del micelio, así como una reducción en la formación de esporas en *C. gloeosporioides*, *A. alternata*, *Macrophomina sp.*, *B. cinerea* y *S. rolfsii* en cultivos duales. Estos efectos se atribuyen a su capacidad para producir enzimas líticas como quitinasa, β -1,3-glucanasa y proteasa. Por su parte, Wu *et al.* (2019) demostraron que el filtrado de *B. subtilis*, el cual produce compuestos antifúngicos como surfactina, iturina y fengicina, dañaba el micelio de *R. solani*, mostrando daños como fuga de protoplasma y disrupción celular.

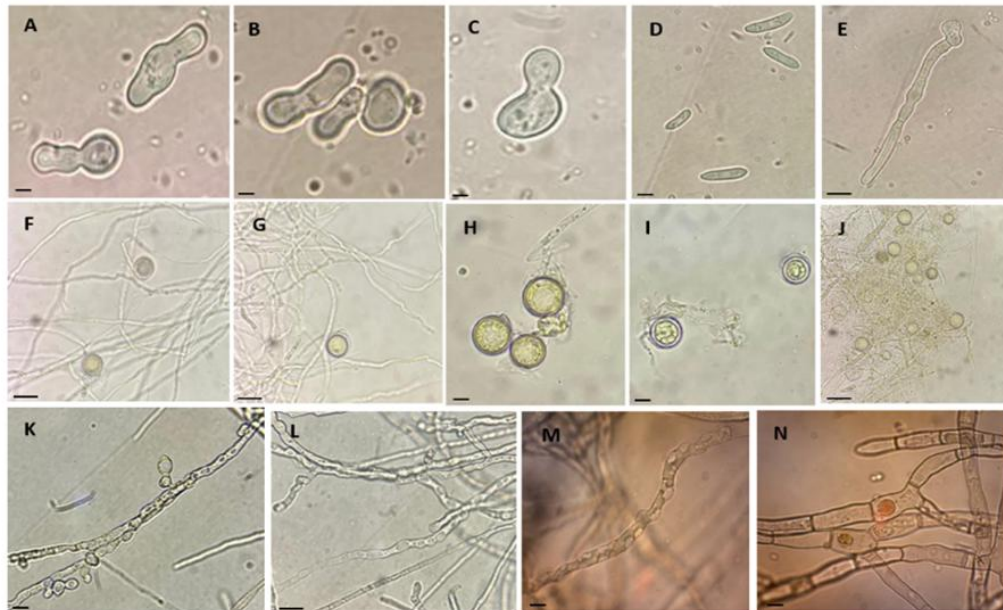


Figura 3. Efecto de filtrados de *Bacillus subtilis* sobre las estructuras celulares de *Fusarium oxysporum* (A-C) y su control (D y E), *Pythium aphanidermatum* (F-H) y su control (I y J), *Rhizoctonia solani* (K-M) y su control (N). Las imágenes fueron tomadas con un objetivo de 40x y 100x. Barras de escala: E, F, G y J = 50 μ m; A, B, C, D, H, I, K, M y N = 20 μ m.

Actividad biológica de filtrados de *Bacillus subtilis* contra *Fusarium oxysporum*, *Pythium aphanidermatum* y *Rhizoctonia solani* en plantas de chile en invernadero

Los resultados de incidencia y severidad de la enfermedad de marchitez (Tabla 2), muestran que el control positivo con *F. oxysporum* presentó la mayor severidad (4.50) y una incidencia del 100 % en las plantas tratadas. En contraste, el tratamiento de las plantas tratadas con FBS, tuvieron una severidad significativamente menor (0.75) y una incidencia del 33.33 % al inocularse con *F. oxysporum*, siendo estadísticamente similar al control negativo. Las plantas tratadas con FBS sobre *R. solani* no presentaron severidad ni incidencia de la enfermedad, mostrando similitud estadística con el control negativo, al igual que el tratamiento de FBS y *F. oxysporum*. Por otro lado, el tratamiento de plantas con FBS inoculadas con *P. aphanidermatum* mostraron una severidad intermedia (3.15) y una incidencia del 66.66 %, siendo diferente al control negativo pero inferior al control positivo (solo *P. aphanidermatum*). Estudios destacan el potencial de *Bacillus* spp. para reducir la incidencia de fitopatógenos en cultivos. Por ejemplo, en una investigación realizada por Kipngeno *et al.* (2015) reportaron que en semillas de tomate recubiertas con *B. subtilis* se redujo la incidencia de marchitez posemergencia al 20.19 %. Por otro lado, Huang *et al.* (2018) reportaron que *B. mycooides* no redujo la incidencia de marchitamiento por *R. solani* en plántulas de col, pero sí disminuyó en un 45 % el marchitamiento causado por *P. aphanidermatum*, lo que indica que la eficacia del control varía según el fitopatógeno.

Tabla 2. Incidencia y severidad de plantas de Chile inoculadas por *Fusarium oxysporum*, *Pythium aphanidermatum* y *Rhizoctonia solani* tratadas con filtrados de *Bacillus subtilis*.

Tratamientos	Severidad		Incidencia	
	Escala	S. D	Plantas sanas (%)	Plantas enfermas (%)
T1 Control positivo de <i>Fusarium oxysporum</i>	4.50 ^a	1.02	0 ^d	100 ^a
T2 Filtrados de <i>Bacillus subtilis</i> sobre <i>Fusarium oxysporum</i>	0.75 ^{cd}	0.58	66.7 ^b	33.33 ^d
T3 Control positivo de <i>Pythium aphanidermatum</i>	5.25 ^a	0.76	0 ^d	100 ^a
T4 Filtrados de <i>Bacillus subtilis</i> sobre <i>Pythium aphanidermatum</i>	3.15 ^b	0.76	33.3 ^c	66.66 ^c
T5 Control positivo de <i>Rhizoctonia solani</i>	3.95 ^{ab}	0.67	0 ^d	100 ^a
T6 Filtrados de <i>Bacillus subtilis</i> sobre <i>Rhizoctonia solani</i>	0.00 ^d	0.00	100 ^a	0 ^d
T7 Control negativo	0.00 ^d	0.00	100 ^a	0 ^d

*= Los valores con la misma letra en cada columna son estadísticamente iguales ($p < 0.05$). S.D.= Desviación estándar.

En cuanto a la evaluación de los parámetros morfológicos de las plantas de Chile (Tablas 3 y 4), los tratamientos mostraron diferencias notables en varios parámetros. El promedio de las repeticiones mostró que el tratamiento T7 (control negativo) presentó los mejores resultados en cuanto a la longitud del tallo (25.33 cm), longitud de la raíz (34.67 cm), peso fresco (7.78 g) y seco (1.61 g) del sistema aéreo, y peso fresco (5.15 g) y seco (0.93 g) del sistema radicular, destacándose con la mayor producción (2.00) y peso total de frutos (10.62 g). Por otro lado, el tratamiento T6 (FBS sobre *R. solani*) mostró similitudes estadísticas con el control negativo en cuanto a longitud del tallo (27.17 cm) y raíz (30.33 cm), peso fresco (7.00 g) y seco (1.25 g) del sistema aéreo, diámetro de tallo (4.58 cm). Sin embargo, obtuvo una producción de frutos de 1.33 con un peso total de 6.58 g, mostrando una diferencia estadística significativa con el control negativo. El tratamiento T6 mostró diferencias estadísticas en todos los parámetros evaluados en comparación con el T5 (control positivo de *R. solani*). Por su parte, el tratamiento T2 (FBS sobre *F. oxysporum*) mostró similitud estadística con el control negativo en parámetros como la longitud del tallo (25.50 cm) y el peso seco del sistema aéreo (1.23 g). Además, tuvo una producción de frutos de 0.67 y un peso total de frutos de 2.96 g, siendo estos valores estadísticamente diferentes al control negativo. Sin embargo, en todos los parámetros evaluados, T2 fue diferente al T1 (control positivo de *F. oxysporum*). Finalmente, el T4 (FBS sobre *P. aphanidermatum*) no mostró similitud estadística en ninguno de los parámetros evaluados con el control negativo, con una longitud de tallo (19.47 cm) y de raíces (22.33 cm), así como el peso fresco del sistema aéreo (5.03 g) y del sistema radicular (2.87 g), además de una producción de frutos de 0.33 y un peso total de 1.66 g. Sin embargo, tan solo la longitud del tallo (15.83 cm) del T3 (control positivo de *P. aphanidermatum*) mostró similitud estadística con el T4.

En los valores del índice de clorofila SPAD, se encontró que el tratamiento T7 fue el más alto (39.30 SPAD), seguido por T6 (37.93 SPAD) y T2 (37.29 SPAD), mientras que T3 y T5 presentaron los valores más bajos (24.47 y 35.04 SPAD,

respectivamente). Diversos estudios han demostrado que *Bacillus* spp. además de tener propiedades antifúngicas estimulan el crecimiento de las plantas al producir diferentes fitohormonas (Susilowati *et al.*, 2018). Por ejemplo, en una investigación realizada por Gowtham *et al.* (2018) demostraron que *B. amyloliquefaciens* promovió la germinación de semillas, el vigor de plántulas y el crecimiento vegetativo de plantas de chile. Por otro lado, Kumar *et al.* (2021) utilizando la cepa *B. subtilis* AKP demostraron su potencial como promotor del crecimiento vegetal ya que mejoró significativamente el crecimiento vegetal en ensayos *in vivo*. Además, incrementó el contenido de clorofila total, proteínas y fenoles en comparación con los controles no tratados.

Tabla 3. Evaluación de parámetros morfométricos en plantas de chile inoculadas con *Fusarium oxysporum*, *Pythium aphanidermatum* y *Rhizoctonia solani* bajo condiciones de invernadero, tratadas con filtrados de *Bacillus subtilis*.

Tratamiento	Longitud de tallo (cm)	Longitud de raíz (cm)	Diámetro de tallo (mm)	Peso fresco sistema aéreo (g)	Peso seco sistema aéreo (g)	Peso fresco sistema radicular (g)	Peso seco sistema radicular (g)	Clorofila en follaje (Índice SPAD)
T1 Control positivo de <i>Fusarium oxysporum</i>	17.07 ^c	17.12 ^d	3.17 ^c	1.59 ^c	0.36 ^c	0.59 ^d	0.17 ^d	29.23 ^b
T2 FBS sobre <i>Fusarium oxysporum</i>	25.50 ^{ab}	25.14 ^{bc}	4.10 ^b	5.46 ^b	1.23 ^{ab}	3.01 ^b	0.65 ^b	37.29 ^a
T3 Control positivo de <i>Pythium aphanidermatum</i>	15.83 ^c	17.67 ^d	3.28 ^c	1.69 ^c	0.36 ^c	0.75 ^d	0.18 ^d	20.00 ^d
T4 FBS sobre <i>Pythium aphanidermatum</i>	19.47 ^{bc}	22.33 ^c	4.02 ^b	5.03 ^b	1.14 ^b	2.87 ^b	0.55 ^c	35.04 ^b
T5 Control positivo de <i>Rhizoctonia solani</i>	19.17 ^{bc}	21.73 ^c	3.67 ^c	4.63 ^b	0.96 ^b	1.97 ^c	0.49 ^c	24.47 ^c
T6 FBS sobre <i>Rhizoctonia solani</i>	27.17 ^a	30.33 ^{ab}	4.58 ^a	7.00 ^a	1.25 ^{ab}	3.12 ^b	0.73 ^b	37.93 ^a
T7 Control negativo	25.33 ^{ab}	34.67 ^a	4.68 ^a	7.78 ^a	1.61 ^a	5.15 ^a	0.93 ^a	39.30 ^a

*= Los valores con la misma letra en cada columna son estadísticamente iguales ($p < 0.05$).

Table 4. Evaluation of fruit parameters in chili plants inoculated with *Fusarium oxysporum*, *Pythium aphanidermatum* and *Rhizoctonia solani* under greenhouse conditions, treated with *Bacillus subtilis* filtrates.

Tabla 4. Evaluación de parámetros de frutos en plantas de chile inoculadas con *Fusarium oxysporum*, *Pythium aphanidermatum* y *Rhizoctonia solani* bajo condiciones de invernadero, tratadas con filtrados de *Bacillus subtilis*.

Tratamiento	Número de frutos	Peso de frutos (g)	Tamaño de frutos (cm)
T1 Control positivo de <i>Fusarium oxysporum</i>	0.00 ^d	0.00 ^e	0.00 ^e
T2 FBS sobre <i>Fusarium oxysporum</i>	0.67 ^c	2.96 ^c	2.00 ^b
T3 Control positivo de <i>Pythium aphanidermatum</i>	0.33 ^c	0.14 ^e	0.73 ^e
T4 FBS sobre <i>Pythium aphanidermatum</i>	0.33 ^c	1.66 ^d	1.87 ^c
T5 Control positivo de <i>Rhizoctonia solani</i>	0.33 ^c	1.33 ^d	1.42 ^d
T6 FBS sobre <i>Rhizoctonia solani</i>	1.33 ^b	6.58 ^b	5.15 ^a
T7 Control negativo	2.00 ^a	10.62 ^a	5.51 ^a

Values with the same letter within each column are statistically similar ($P < 0.05$).

*= Los valores con la misma letra en cada columna son estadísticamente iguales ($P < 0.05$).

Conclusiones

De acuerdo con los objetivos planteados, los resultados de esta investigación confirmaron la producción de sideróforos, incluidos los del tipo hidroxamato, en los FBS de la cepa *B. subtilis* BYT07. En cuanto a la actividad antifúngica *in vitro*, se evidenció que los FBS limitaron significativamente el crecimiento de los hongos *F. oxysporum* y *R. solani* en comparación con *P. aphanidermatum* quien mostro una menor susceptibilidad a este tratamiento. En cuanto al daño celular, *P. aphanidermatum* mostró una mayor resistencia, sin presentar alteraciones visibles en sus estructuras. Por otro lado, se observó que los FBS causaron daños estructurales en *F. oxysporum* y *R. solani*, evidenciando su efecto antifúngico. Este efecto podría atribuirse, entre otros factores, a la presencia de sideróforos tipo hidroxamato en los FBS, compuestos reconocidos por su capacidad antifúngica. En plantas de chile, los FBS fueron menos efectivos contra *P. aphanidermatum*, reflejando una menor capacidad de protección frente a este oomiceto. En contraste, demostraron ser efectivos contra *F. oxysporum* y *R. solani*, lo que sugiere que, además de su acción antifúngica, pueden contribuir a la recuperación y promoción del desarrollo vegetal.

Estos hallazgos destacan el potencial de los filtrados de una cepa *B. subtilis* (BYT07) como un producto biocontrolador prometedor contra hongos fitopatógenos como *F. oxysporum* y *R. solani*, agentes causales de la marchitez en el cultivo de Chile.

Contribución de los autores

R.M.J.E.: desarrollo de la metodología, manejo de software, análisis de resultados, manejo de datos. **H.C.F.D.:** validación experimental, revisión y edición, adquisición de fondos. **G.M.G.:** validación experimental, revisión y edición. **J.R.D.:** validación experimental, adquisición de fondos y validación experimental. **T.P.M. A.:** validación experimental. **L.G.R.C.:** análisis de resultados, redacción, revisión y edición.

Financiamiento

Este estudio fue financiado por la UAAAN (proyecto 2129) y por CONACYT (CVU 956760).

Agradecimientos

Agradecemos al Departamento de Parasitología Agrícola de la UAAAN por el apoyo brindado durante el desarrollo de esta investigación, así como por las facilidades otorgadas para el uso de sus instalaciones.

Conflicto de interés

Los autores declaran no tener conflicto de interés.

Referencias

- Ahmad, Z., Wu, J., Chen, L., & Dong, W. (2017). Isolated *Bacillus subtilis* strain 330-2 and its antagonistic genes identified by the removing PCR. *Scientific Reports*, 7(1), 1777. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-01940-9>
- Arora, N. K., Kang, S. C., & Maheshwari, D. K. (2001). Isolation of siderophore-producing strains of *Rhizobium melliloti* and their biocontrol potential against *Macrophomina phaseolina* that causes charcoal rot of groundnut. *Current Science*, 81(6), 673-677. <http://www.ijstor.org/stable/24106362>.
- Abdelmoteleb, A., Troncoso-Rojas, R., Gonzalez-Soto, T., & González-Mendoza, D. (2017). Antifungal activity of autochthonous *Bacillus subtilis* isolated from *Prosopis juliflora* against phytopathogenic fungi. *Mycobiology*, 45(4), 385-391. <https://doi.org/10.5941/MYCO.2017.45.4.385>
- Bejarano-Alcázar, J., Blanco-López, M. A., Melero-Vara, J. M., & Jiménez-Díaz, R. M. (1996). Etiology, Importance, and Distribution of *Verticillium* Wilt of Cotton in Southern Spain. *Plant Disease*, 80(12), 1233-1238. <https://doi.org/10.1094/PD-80-1233>.
- Falardeau, J., Wise, C., Novitsky, L., & Avis, T. J. (2013). Ecological and mechanistic insights into the direct and indirect antimicrobial properties of *Bacillus subtilis* lipopeptides on plant pathogens. *Journal of Chemical Ecology*, 39, 869-878. <https://doi.org/10.1007/s10886-013-0319-7>
- Ghazy, N., & El-Nahrawy, S. (2021). Siderophore production by *Bacillus subtilis* MF497446 and *Pseudomonas koreensis* MG209738 and their efficacy in controlling *Cephalosporium maydis* in maize plant. *Archives of microbiology*, 203(3), 1195-1209. <https://doi.org/10.1007/s00203-020-02113-5>
- Gowtham, H. G., Murali, M., Singh, S. B., Lakshmeesha, T. R., Murthy, K. N., Amruthesh, K. N., & Niranjana, S. R. (2018). Plant growth promoting rhizobacteria-*Bacillus amyloliquefaciens* improves plant growth and induces

- resistance in chilli against anthracnose disease. *Biological Control*, 126, 209-217. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2018.05.022>
- Grahovac, J., Pajčin, I., & Vlajkov, V. (2023). *Bacillus* VOCs in the context of biological control. *Antibiotics*, 12(3), 581. <https://doi.org/10.3390/antibiotics12030581>
- Huang, J. S., Peng, Y. H., Chung, K. R., & Huang, J. W. (2018). Suppressive efficacy of volatile compounds produced by *Bacillus mycoides* on damping-off pathogens of cabbage seedlings. *The Journal of Agricultural Science*, 156(6), 1–15. <https://doi.org/10.1017/S0021859618000746>
- Jasso de Rodríguez, D. J., Rodríguez-García, R., Hernández-Castillo, F. D., Aguilar-González, C. N., Sáenz-Galindo, A., Villarreal-Quintanilla, J. A., & Moreno-Zuccolotto, L. E. (2011). *In Vitro* antifungal activity of extracts of Mexican Chihuahuan Desert plants against postharvest fruit fungi. *Industrial Crops and Products*, 34(1), 960-966. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2011.03.001>
- Kelemu, S., & Badel, J. L. (1994). *In vitro* inhibition of *Colletotrichum gloeosporioides* and other phytopathogenic fungi by an Amazonian isolate of *Bacillus subtilis* and its cell-free culture filtrate. *Australasian Plant Pathology*, 23, 41–45. <https://doi.org/10.1071/APP9940041>
- Khalil, A. M., Saleh, A. M., Abo El-Souad, S. M., & Mohamed, M. S. (2023). Plants from a semi-arid environment as a source of phytochemicals against *Fusarium* crown and foot rot in zucchini. *AMB Express*, 13(6), 1-12. <https://doi.org/10.1186/s13568-023-01515-0>
- Kipngeno, P., Losenge, T., Maina, N., Kahangi, E., & Juma, P. (2015). Efficacy of *Bacillus subtilis* and *Trichoderma asperellum* against *Pythium aphanidermatum* in tomatoes. *Biological Control*, 90, 92-95. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2015.05.017>
- Kolaei, E. A., Cenatus, C., Tweddell, R. J., & Avis, T. J. (2013). Antifungal activity of aluminium-containing salts against the development of carrot cavity spot and potato dry rot. *Annals of Applied Biology*, 163(2), 311-317. <https://doi.org/10.1111/aab.12056>
- Kumar, A., Rabha, J., & Jha, D. K. (2021). Antagonistic activity of lipopeptide-biosurfactant producing *Bacillus subtilis* AKP, against *Colletotrichum capsici*, the causal organism of anthracnose disease of chilli. *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology*, 36, 102133. <https://doi.org/10.1016/j.bcab.2021.102133>
- Liu, J., Hagberg, I., Novitsky, L., Hadj-Moussa, H., & Avis, T. J. (2014). Interaction of antimicrobial cyclic lipopeptides from *Bacillus subtilis* influences their effect on spore germination and membrane permeability in fungal plant pathogens. *Fungal Biology*, 118(11), 855-861. <https://doi.org/10.1016/j.funbio.2014.07.004>
- Lozada, D. N., Pulicherla, S. R., & Holguin, F. O. (2023). Widely targeted metabolomics reveals metabolite diversity in jalapeño and serrano Chile peppers (*Capsicum annum* L.). *Metabolites*, 13(2), 288. <https://doi.org/10.3390/metabo13020288>
- Lu, X., Zhou, D., Chen, X., Zhang, J. F., Huang, H. W., & Wei, L. H. (2017). Isolation and characterization of *Bacillus altitudinis* JSCX-1 as a new potential biocontrol agent against *Phytophthora sojae* in soybean [*Glycine max* (L.) Merr.]. *Plant and Soil*, 416, 53-66. <https://doi.org/10.1007/s11104-017-3195-z>
- Mardanov, A. M., Hadieva, G. F., Lutfullin, M. T., Jilyas, I. V., Minnullina, L. F., Gilyazeva, A. G., Bogomolnaya, L. M., & Sharipova, M. R. (2016). Cepas de *Bacillus subtilis* con actividad antifúngica contra hongos fitopatógenos. *Ciencias Agrícolas*, 8(1), 1-20. <http://dx.doi.org/10.4236/as.2017.81001>
- Moreno-Limón, S., González-Solís, L. N., Salcedo-Martínez, S. M., Cárdenas-Ávila, M. L., & Perales-Ramírez, A. (2011). Efecto antifúngico de extractos de gobernadora (*Larrea tridentata* L.) sobre la inhibición *in vitro* de *Aspergillus flavus* y *Penicillium* sp. *Polibotánica*, 32, 193-205. http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1405-27682011000200012&lng=es&tlng=es.
- Naqvi, S. A. H., Farhan, M., Ahmad, M., Kiran, R., Shahbaz, M., Abbas, A., Hakim, F., Shabbir, M., Tan, Y. S., & Sathya Seelan, J. S. (2025). Fungicide resistance in *Fusarium* species: Exploring environmental impacts and sustainable management strategies. *Archives of Microbiology*, 207(1), 31. <https://doi.org/10.1007/s00203-024-04219-6>

- Nithyapriya, S., Lalitha, S., Sayyed, R. Z., Reddy, M.S., Dailin, D. J., El Enshasy, H. A., Suriani, N., & Herlambang, S. (2021). Production, purification, and characterization of bacillibactin siderophore of *Bacillus subtilis* and its application for improvement in plant growth and oil content in sesame. *Sustainability*, 13(10), 5394. <https://doi.org/10.3390/su13105394>
- Osorio-Hernández, E., Hernández-Castillo, F. D., Rodríguez-Herrera, R., Varela-Fuentes, S. E., Estrada-Drouaillet, B., & López-Santillán, J. A. (2016). Actividad antagonica de *Trichoderma* spp. sobre *Rhizoctonia solani* in vitro. *Investigación y Ciencia: de la Universidad Autónoma de Aguascalientes*, (67), 5–11. <https://dialnet.unirioja.es/servlet/articulo?codigo=6137740>
- Ongena, M., & Jacques, P. (2008). *Bacillus* lipopeptides: versatile weapons for plant disease biocontrol. *Trends in Microbiology*, 16(3), 115-125. [https://www.cell.com/ajhg/abstract/S0966-842X\(08\)00038-3](https://www.cell.com/ajhg/abstract/S0966-842X(08)00038-3)
- Rudakova, N. L., Khilyas, I. V., Danilova, I. V., Pudova, D. S., & Sharipova, M. R. (2023). Evaluating the potential of *Bacillus pumilus* 3-19 as a plant growth-promoting Strain. *Russian Journal of Plant Physiology*, 70(8), 197. <https://doi.org/10.1134/S1021443723603282>
- SADER (Secretaría de Agricultura y Desarrollo Rural). (2024). México, entre los principales productores de chile verde en el mundo: Agricultura. Gobierno de México. <https://www.gob.mx/agricultura/prensa/mexico-entre-los-principales-productores-de-chile-verde-en-el-mundo-agricultura>
- Sayyed, R. Z., Chincholkar, S. B., Reddy, M. S., Gangurde, N. S., & Patel, P. R. (2013). Siderophore producing PGPR for crop nutrition and phytopathogen suppression. In *Bacteria in agrobiolgy: disease management* (pp. 449-471). Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-33639-3_17
- Silva-Lima, L. K., de Jesus, O. N., Soares, T. L., Santos de Oliveira, S. A., Haddad, F., & Girardi, E. A. (2019). Water deficit increases the susceptibility of yellow passion fruit seedlings to *Fusarium* wilt in controlled conditions. *Scientia Horticulturae*, 243, 609-621. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2018.09.017>
- Snow, G. A. (1954). Mycobactin. A growth factor for *Mycobacterium johnei*. Part II. Degradation, and identification of fragments. *Journal of the Chemical Society (Resumed)*, 2588-2596. <https://doi.org/10.1039/JR9540002588>
- Susilowati, D. N., Riyanti, E. I., Setyowati, M., & Mulya, K. (2018, August). Indole-3-acetic acid producing bacteria and its application on the growth of rice. In *AIP Conference Proceedings* (Vol. 2002, No. 1). AIP Publishing. <https://doi.org/10.1063/1.5050112>
- Radhakrishnan, M., Samshath, K. J., & Balagurunathan, R. (2014). Hydroxamate-type siderophore from *Bacillus* sp. SD12 isolated from iron-contaminated factory soil. *Current World Environment*, 9(3), 990–993. <https://doi.org/10.12944/CWE.9.3.53>
- Tucuch-Pérez, M. A., Arredondo-Valdés, R., & Hernández-Castillo, F. D. (2020). Antifungal activity of phytochemical compounds of extracts from Mexican semi-desert plants against *Fusarium oxysporum* from tomato by microdilution in plate method. *Nova Scientia*. 12(25), 1-19. <https://doi.org/10.21640/ns.v12i25.2345>
- Villarreal-Delgado, M. F., Villa-Rodríguez, E. D., Cira-Chávez, L. A., Estrada-Alvarado, M. I., Parra-Cota, F. I., & Santos-Villalobos, S. (2018). The genus *Bacillus* as a biological control agent and its implications in the agricultural biosecurity. *Revista Mexicana de Fitopatología*, 36(1), 95-130. <https://doi.org/10.18781/r.mex.fit.1706-5>
- Wu, Z., Huang, Y., Li Y, Dong, J., Liu, X. & Li, C. (2019) Biocontrol of *Rhizoctonia solani* via Induction of the Defense Mechanism and Antimicrobial Compounds Produced by *Bacillus subtilis* SL-44 on Pepper (*Capsicum annuum* L.). *Frontiers in Microbiology*, 10, 1-12. <http://doi/10.3389/fmicb.2019.02676>
- Yu, X., Ai, C., Xin, L., & Zhou, G. (2011). The siderophore-producing bacterium, *Bacillus subtilis* CAS15, has a biocontrol effect on *Fusarium* wilt and promotes the growth of pepper. *European Journal of Soil Biology*, 47(2), 138-145. <https://doi.org/10.1016/j.eisobi.2010.11.001>