

Sobresalientes Potencialidades de las Bacterias del Género *Bacillus* para el Biocontrol de Fitopatógenos y para Biorremediación

Outstanding Potential of *Bacillus* Genus Bacteria for Phytopathogen Biocontrol and Bioremediation

García-Cervantes, M.A., Villagrana-Ortiz, P.J., Fraire-Velázquez, S.*

Lab. Biología Integrativa de Plantas y Microorganismos. Unidad Académica de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Zacatecas. Zacatecas, México.

Autor de correspondencia*: sfraire@uaz.edu.mx

RESUMEN

Los consumidores, cada vez más conscientes de los riesgos que implica los residuos tóxicos derivados del uso de plaguicidas, están exigiendo productos agrolimentarios con mayores garantías de inocuidad. Esto ha motivado en la investigación, la búsqueda de alternativas para protección de los cultivos para mantener a raya a plagas y microorganismos patógenos, con menor uso de pesticidas. El biocontrol, que hace uso de organismos o productos derivados de estos para disminuir a los organismos perjudiciales, y favorecer el pleno desarrollo de las plantas, es una opción que logra más adeptos en el sector productivo y en los consumidores. Los agentes de biocontrol más utilizados para el confeccionado de protocolos para cultivos específicos, descansan básicamente en especies de *Bacillus*, *Pseudomonas* y *Trichoderma*. En *Bacillus*, cinco especies son las más investigadas y utilizadas, entre ellas *B. velezensis*, *B. subtilis* y *B. amyloliquefaciens*. Sobresale *Bacillus* con múltiples modalidades para impactar en el crecimiento de las plantas; pueden inhibir a los fitopatógenos con una variedad de antibióticos que sintetizan, pueden promover el crecimiento de las plantas con las moléculas tipo fitohormonas que pueden producir, pueden proveer a las plantas con mayores cantidades de elementos nutritivos mediante la solubilización y biodisponibilidad de estos en el suelo, y pueden activar en plantas la resistencia sistémica para darle más fortaleza ante el ataque de fitopatógenos. En biorremediación, *Bacillus* destaca por su capacidad para quelar elementos tóxicos como los metales pesados, atraerlos y procesarlos con la disminución o eliminación de su toxicidad. Similarmente, pueden ayudar en la degradación de los herbicidas. Con genómica y bioinformática, y con acompañamiento de inteligencia artificial (IA) se imprime una mayor velocidad en el desarrollo de nuevas herramientas de biotecnología, que habrán de dar cuenta de cultivos más sanos con mayores rendimientos, y con menor uso de pesticidas.

ABSTRACT

Consumers, increasingly aware of the risks posed by toxic residues from pesticide use, are demanding agro-food products with greater safety assurances. This has driven research efforts to seek alternatives for crop protection that can keep pests and pathogenic microorganisms at bay while reducing pesticide usage. Biological control, which employs organisms or their derivatives to suppress harmful organisms and promote optimal plant growth, is gaining more acceptance among both producers and consumers. The most commonly used biocontrol agents for developing protocols tailored to specific crops primarily include species of *Bacillus*, *Pseudomonas*, and *Trichoderma*. Among *Bacillus* species, five stand out as the most researched and utilized, including *B. velezensis*, *B. subtilis*, and *B. amyloliquefaciens*. *Bacillus* is noteworthy for its multiple modes of positively impacting plant growth: it can inhibit phytopathogens through a variety of synthesized antibiotics, promote plant growth with hormone-like molecules, supply plants with greater amounts of nutrients by solubilizing and increasing the bioavailability of soil components, and activate systemic resistance in plants, strengthening them against phytopathogen attacks. In bioremediation, *Bacillus* also excels due to its ability to chelate toxic elements such as heavy metals, attract them, and process them to reduce or eliminate their toxicity. Similarly, *Bacillus* can assist significantly in herbicide degradation. With advancements in genomics and bioinformatics, and the integration of artificial intelligence (AI), the development of new biotechnological tools is accelerating. These innovations are expected to enable healthier crops with higher yields and significantly reduced pesticide use.

Keywords: less pesticide use, biological control, biotechnology of biocontrol.

Palabras clave: menor uso de plaguicidas, control biológico, biotecnología del biocontrol.

INTRODUCCIÓN

En el tema de biocontrol de los fitopatógenos, una variedad de especies de bacterias y de hongos se vienen aplicando con ciertas ventajas competitivas con respecto a los pesticidas químicos. Las ventajas del uso de los microorganismos agentes de biocontrol es que tienen un blanco o blancos específico(s), comúnmente no representan riesgo de infección en animales o humano (excepto en individuos con sistema inmune comprometido), y no tienen impacto contaminante de los recursos naturales, llámese suelo, agua o aire. Considerar además que el biocontrol de los fitopatógenos puede consistir en el uso de extractos libres de células de los microorganismos benéficos, o purificados concentrados que contienen moléculas de muy diversa índole estructural y bioquímica derivados de los agentes de biocontrol, que ejercen su efecto básicamente por antibiosis contra los organismos perjudiciales de las plantas.

En esta subdisciplina, el biocontrol de los fitopatógenos, las bacterias representadas mayormente por el género *Bacillus*, han tomado preponderancia ocupando el primer lugar, por sus capacidades biológicas expresadas en la propiedad de producir una variedad de antibióticos dirigidos hacia los microorganismos competidores (Huang et al., 2022; Lee et al., 2023), por la habilidad de realizar quimiotaxis, por la facilidad de emprender el cambio de vida planctónica a vida en biopelícula sobre la rizodermis en las plantas (Dong et al., 2024), por las propiedades de solubilizar fósforo o quelar hierro en el suelo y proveerlos a las plantas (Massucato et al., 2022), por la propiedad, aunque no generalizada, de sintetizar fitohormonas como el ácido indolacético, hormona tipo auxina que impacta en acelerar la división celular en los tejidos de las plantas, con lo que pueden inducir cambios en la arquitectura de la raíz con mayor número de raíces laterales y mayor dimensión de los pelos absorbentes (de Oliveira-Paiva et al., 2024), o por la facilidad con que pueden activar en las plantas la llamada resistencia sistémica inducida, que vuelve a la planta más resistente ante el ataque de patógenos (Yang et al., 2024), y sin dejar de mencionar la propiedad de producir la enzima ACC deaminasa, con la cual, la bacteria simbiótica ayuda a la planta a lidiar contra factores ambientales estresantes al disminuir la síntesis de etileno, hormona que, cuando se encuentra en altos niveles en la planta, reduce el crecimiento de la misma en respuesta a factores abióticos de efecto agobiante en la célula vegetal (Glick, 2004; Shahid et al., 2023). Otras bacterias como las *Pseudomonas*, las *Streptomyces* y en los hongos *Trichoderma*, vienen figurando también con un papel relevante, en el campo que representa el mundo de las alternativas del biocontrol de los fitopatógenos. Con la secuenciación genómica y la bioinformática, rápidamente se están confec-

INTRODUCTION

In the field of biocontrol of phytopathogens, a variety of bacterial and fungal species have been applied with certain competitive advantages over commercial pesticides. The advantages of using biocontrol microorganisms are that they have specific targets, commonly do not pose a risk of infection to animals or humans (except in individuals with compromised immune systems), and do not contaminate natural resources such as soil, water or air. Additionally, it is important to consider that the biocontrol of phytopathogens may involve the use of cell-free extracts from beneficial microorganisms or purified concentrates containing molecules of diverse structural and biochemical nature derived from biocontrol agents. These molecules exert their effects mainly through antibiosis against harmful organisms affecting plants.

Within this subdiscipline, biocontrol of phytopathogens, bacteria, -predominantly represented by the genus *Bacillus* -have gained prominence, taking the lead due to their biological capacities, particularly their ability to produce a variety of antibiotics targeted at competing microorganisms (Huang et al., 2022; Lee et al., 2023), due to their ability to perform chemotaxis and their ease in transitioning from planktonic life to a matrix-based lifestyle to form biofilms on the rhizodermis of plants (Dong et al., 2024), for their properties of solubilizing phosphorus or chelating iron in the soil and providing them to plants (Massucato et al., 2022), For their ability, although not universal, to synthesize phytohormones such as indole-3-acetic acid, an auxin-type hormone that accelerates cell division in plant tissues. This can induce changes in root architecture, resulting in a greater number of lateral roots and increased size of absorbent root hairs (de Oliveira-Paiva et al., 2024), or for the ease with which they can activate induced systemic resistance in plants, making the plant more resistant to pathogen attacks (Yang et al., 2024), And not to mention the ability to produce the enzyme ACC deaminase, with which the symbiotic bacteria help the plant cope with stressful environmental factors by reducing ethylene synthesis. Ethylene, when present in high levels in the plant, reduces growth in response to abiotic factors that have a detrimental effect on plant cells (Glick, 2004; Shahid et al., 2023). Other bacteria, such as *Pseudomonas*, *Streptomyces*, and fungi like *Trichoderma*, are also playing a significant role in the field of biocontrol alternatives for phytopathogens. With advantages in genomic sequencing and bioinformatics, new species and strains of bacteria and fungi -or combinations in consortia- are rapidly being developed to enhance the effectiveness of these biotechnological tools against microorganisms that damage crops year after year. And bacteria can be applied not only in the biocontrol of phytopathogens but also in addressing the problem of environmental pollution; *Bacillus* species are being used in the bioremediation of

cionando nuevas especies y cepas de bacterias y hongos, o combinaciones en consorcio, para hacer más efectivas estas herramientas biotecnológicas para hacer frente a los microorganismos que año con año dañan los cultivos. Y no solo en el biocontrol de los fitopatógenos pueden aplicarse las bacterias, también mucho pueden ayudar en la problemática de la contaminación ambiental; especies de *Bacillus* se vienen aplicando en la biorremediación de suelos o cuerpos de agua contaminados con hidrocarburos (Hussain et al., 2024), con metales pesados (Tan et al., 2024; Wrobel et al., 2023), o con herbicidas (Tian et al., 2024).

1. Importancia de *Bacillus* y otras especies de rizobacterias y hongos por su métrica en la literatura de biocontrol de fitopatógenos

Para propósitos del control biológico de los fitopatógenos, una variedad de microorganismos pueden contribuir en la protección en los diversos cultivos, sobretodo en los de mayor importancia socioeconómica a escala global. En estos se incluyen los cereales tales como el trigo y el maíz, además las leguminosas como el frijol y la soya, y otros cultivos en el grupo de las hostalizas solanáceas en los que se incluyen la papa, el tomate y el chile.

Los agentes de biocontrol más estudiados en las últimas décadas del siglo pasado se encuentran representados en tres géneros de microorganismos, estos son *Trichoderma*, *Pseudomonas* y *Bacillus* (McSpadden Gardener & Driks, 2004). En base a una búsqueda de literatura en el tema de biocontrol de fitopatógenos, con herramientas para bibliografía como EndNote versión X9.3.3, en la base de datos de literatura científica PubMed, para el género *Bacillus* se encuentran 506 artículos publicados acumulados que inician desde 1980. Para el género *Pseudomonas* se han publicado 333 artículos del 1991 en adelante, y en *Trichoderma* se han publicado 267 artículos que iniciaron desde el 1990.

En otras bacterias de menor relevancia por bibliografía disponible se encuentra el género *Streptomyces* con 115 artículos publicados desde el 1995. *Paenibacillus* con 44 artículos desde el 2008, *Burkholderia* con solo 36 artículos científicos que han venido apareciendo desde el año 2000, y *Pantoea* en 7° lugar con tan solo 33 publicaciones desde el 1997.

Los temas mayormente investigados tratan sobre el control biológico de fitopatógenos, seguido de genética y genómica, después promoción del crecimiento en las plantas, en cuarto lugar, el tema de inducción de respuesta de defensa en planta, entre otros temas (Cuadro 1).

Esta información indica que, desde fines del siglo pasado, especies de dos géneros de bacterias, *Bacillus* y *Pseudomonas*, y una de hongo, *Trichoderma*, han sido y siguen siendo las más estudiadas y las más utilizadas para desarrollo de herramientas de para realizar biocontrol de los fitopatógenos.

soils or water bodies contaminated with hydrocarbons (Hussain et al., 2024), with heavy metals (Tan et al., 2024; Wrobel et al., 2023), or with herbicides (Tian et al., 2024).

1. Importance of *Bacillus* and other rhizobacteria and fungal species based on their metrics in the biocontrol of phytopathogens literature

For the purposes of biological control of phytopathogens, a variety of microorganisms can contribute to protecting various crops, particularly those of significant socioeconomic importance on a global scale. These include cereals such as wheat and maize, legumes like beans and soybeans, and other crops within the solanaceous vegetable group, including potatoes, tomatoes, and chili peppers.

The most extensively studied biocontrol agents in the last decades of previous century are by three genera of microorganisms: *Trichoderma*, *Pseudomonas*, and *Bacillus* (McSpadden Gardener & Driks, 2004). Based on a literature search on the topic of phytopathogen biocontrol, conducted using bibliographic tools such as EndNote version X9.3.3 and the PubMed scientific literature database, 506 accumulated articles on the genus *Bacillus* have been published since 1980. For the genus *Pseudomonas*, 333 articles have been published starting from 1991, while *Trichoderma* accounts for 267 articles beginning in 1990.

Other less-represented genera based on available literature include *Paenibacillus*, with 44 articles published since 2008; *Burkholderia*, with only 36 scientific articles since 2000; and *Pantoea*, ranked seventh, with just 33 publications since 1997.

The most commonly investigated topics include biocontrol of phytopathogens, followed by genetics and genomics, plant growth promotion, and, in fourth place, plant defense response induction, among other topics (Table 1).

This information indicates that, since the late 20th century, species from two bacterial genera, *Bacillus* and *Pseudomonas*, and one fungal genus, *Trichoderma*, have been and continue to be the most studied and utilized for the development of tools for phytopathogen biocontrol. Among *Bacillus*, the most relevant species are *B. velezensis*, *B. amyloliquefaciens*, *B. subtilis*, *B. atropheus*, and *B. cereus*. For *Pseudomonas*, the key species are *P. fluorescens*, *P. chlororaphis*, *P. aeruginosa*, and *P. protegens*. Meanwhile, in *Trichoderma*, the species most frequently mentioned in the literature for biocontrol purposes are *T. harzianum*, *T. atroviride*, *T. asperellum*, *T. longibrachiatum*, *T. hamatum*, and *T. koningiopsis*. Among these six bacterial genera and one fungal genus, *Bacillus* ranks first in terms of references in scientific literature, accounting for 37.7% of the total.

Cuadro 1. Bacterias y hongos por género y por número de publicaciones mayormente referidos en la literatura para el biocontrol de fitopatógenos. Temas investigados, especies de plantas y fitopatógenos.

Table 1. Bacteria and fungi by genus and by number of publications most referenced in the literature for biocontrol o phytopathogens. Searched topics, plant species and phytopathogens

Género	Num. de publicaciones y porcentaje	Temas más investigados	Especies de plantas más investigadas	Patógenos mas estudiados (por orden según num. de veces en publicaciones)
<i>Bacillus</i>	506 37.69 %	A.- 68%, B.- 18 %, C.- 7 %, D.- 2 %, E.- 5 %	Tomate, chile, arroz, maíz, pepino, soya, fresa, papa, frijol, cacahuete, lechuga, manzano, caña de azúcar y tabaco.	<i>Fusarium oxysporum</i> <i>Fusarium graminearum</i> <i>Sclerotium rolfsii</i> <i>Colletotrichum fructicola</i> <i>Penicillium digitatum</i> <i>Pythium aphanidermatum</i> <i>Agroathelia rolfsii</i> <i>Alternaria alternata</i> <i>Botrytis cinerea</i> <i>Fusarium solani</i> <i>Fusarium moniliforme</i> <i>Aspergillus tubingensis</i> <i>Heterodera glycines</i> <i>Meloidogyne graminicola</i> <i>Colletotrichum scovillei</i>
<i>Pseudomonas</i>	333 25.05 %	A.- 72%, B.- 14.6%, C.- 2.4%, D.- 6%, E.- 5%	Tomate, arroz, chile, lechuga, banano, manzano, pepino, cannabis, petunia.	<i>Fusarium oxysporum</i> <i>Botrytis cinerea</i> <i>Pseudomonas syringae</i> <i>Fusarium pseudograminearum</i> <i>Verticillium dahliae</i> <i>Xanthomonas oryzae pv. oryzae</i> <i>Erwinia amylovora</i> <i>Phytophthora capsici</i> <i>Plenodomus tracheiphilus</i> <i>Fusarium graminearum</i> <i>Pseudomonas savastanoi</i> <i>Sclerotinia sclerotiorum</i> <i>Pythium ultimum</i> <i>Plenodomus tracheiphilus</i> <i>Phytophthora capsici</i>
<i>Trichoderma</i>	267 20.09 %	A.- 76.1%, B.- 14.5%, C.- 3%, D.- 2.4%, E.- 4.1%	Tomate, vid, manzano, garbanzo, frijol trigo, banano, chile, algodón y castaña.	<i>Fusarium oxysporum</i> <i>Rhizoctonia solani</i> <i>Botrytis cinerea</i> <i>Fusarium solani</i> <i>Meloidogyne graminicola</i> <i>Colletotrichum siamense</i> <i>Sclerotium rolfsii</i> <i>Pythium aphanidermatum</i> <i>Diplodia bulgarica</i> <i>Fusarium culmorum</i> <i>Exserohilum turcicum</i> <i>Colletotrichum acutatum</i> <i>Phytophthora capsici</i> <i>Colletotrichum gloeosporioides</i> <i>Rhizoctonia solani</i>

Continuación de cuadro 1

<i>Streptomyces</i>	116 8.65 %	A.- 83, B.- 8 %, C.- 4 % D.- 1 % E.- 4 %	Arroz, pepino tomate, papa, chile, manzano, trigo, vid, repollo y rábano	<i>Fusarium oxysporum</i> <i>Rhizoctonia solani</i> <i>Magnaporthe oryzae</i> <i>Phytophthora nicotianae</i> <i>Phytophthora sojae</i> <i>Pythium aphanidermatum</i> <i>Penicillium digitatum</i> <i>Sclerotium rolfsii</i> <i>Monilinia fructicola</i> <i>Ralstonia solanacearum</i> <i>Erwinia amylovora</i> <i>Alternaria alternata</i> <i>Alternaria solani</i> <i>Colletotrichum gloeosporioides</i>
<i>Paenibacillus</i>	44 3.31 %	A.- 65.4% B.- 22.3% C.- 5.5% D.- 2.3%, E.- 4.5	Cacao, Cafeto, pepino, Brasicas, Pitaya, Manzano, Arabidopsis.	<i>Fusarium oxysporum</i> <i>Rhizoctonia solani</i> <i>Botrytis cinerea</i> <i>Colletotrichum gloeosporioides</i> <i>Verticillium dahliae</i> <i>usarium. solani</i> <i>Hemileia, vastatrix</i> <i>Meloidogyne incognita</i> <i>Pseudomonas syringae</i> <i>Neoscytalidium dimidiatum</i> <i>Pectobacterium brasiliense</i> <i>Fusarium graminearum</i> <i>Magnaporthe oryzae</i> <i>Sclerotinia sclerotiorum</i>
<i>Burkholderia</i>	36 2.70 %	A.- 70.7%, B.- 17%, C.- 4%. D.- 4.3%, E.- 4	Chile, lechuga, banano, chícharo, fresa, maíz, algodón, arroz y Arabidopsis.	<i>Fusarium oxysporum</i> <i>Verticillium dahliae</i> <i>Fusarium solani</i> <i>Fusarium graminearum</i> <i>Ganoderma pseudoferreum</i> <i>Colletotrichum siamense</i> <i>Botrytis cinerea</i> <i>Xanthomonas campestris pv. campestris</i> <i>Magnaporthe oryzae</i> <i>Penicillium digitatum</i> <i>Xanthomonas campestris</i> <i>Fusarium culmorum</i>
<i>Pantoea</i>	33 2.48 %	A.- 51.5 %, B.- 18.2 %, C.- 0 % D.- 0 % E.- 30.3	Manzano, melón, maíz, papa, peral.	<i>Erwinia amylovora</i> <i>Botrytis cinerea</i> <i>Salmonella enterica</i> <i>Pantoea ananatis</i> <i>Xanthomonas campestris</i> <i>Monilinia fructigena</i> <i>Ceratocytis fimbriata</i> <i>Alternaria alternata</i> <i>Penicillium expansum</i> <i>Xanthomonas albilineans</i>

A. Biocontrol, B. Genética y genómica, C. Promoción de crecimiento en planta, D. Inducción de respuesta de defensa en planta, E.- Otro.

En *Bacillus*, las especies más relevantes son *B. velezensis*, *B. amyloliquefaciens*, *B. subtilis*, *B. atrophaeus* y *B. cereus*; mientras que en *Pseudomonas* son *P. fluorescens*, *P. chlororaphis*, *P. aeruginosa* y *P. protegens*. Por su parte, en *Trichoderma* las especies más referidas en la literatura para fines de biocontrol de fitopatógenos son *T. harzianum*, *T. atroviride*, *T. asperelum*, *T. longibrachiatum*, *T. hamatum*, y *T. koningiopsis*. En estos seis géneros de bacterias y uno de hongos, el género *Bacillus* ocupa el primer lugar por el número de veces referido en la literatura científica, proporción que se ubica en el 37.7% del total.

2. Bacterias género *Bacillus* en el biocontrol de fitopatógenos

Las bacterias del género *Bacillus* tienen una amplia distribución y pueden ocupar varios nichos ecológicos como el suelo, la rizosfera o incluso las superficies foliares, logrando adaptarse a diversas condiciones ambientales gracias a la formación de endospora (Kenfaoui et al., 2024). Debido a su diversidad genética así como a su eficaz colonización y a su capacidad de producir diversos metabolitos secundarios, *Bacillus* ha tomado relevancia en el biocontrol contra un número de fitopatógenos (Jabnoun-Khiareddine et al., 2024; Santhosh et al., 2024). Los mecanismos de inhibición de fitopatógenos empleado por *Bacillus* spp. consiste en la síntesis de compuestos volátiles, enzimas hidrolíticas y lipopéptidos con acción antibiótica como la iturina, la surfactina y la fengicina; estos dos últimos también pueden activar una respuesta de defensa sistémica en las plantas (Karacic et al., 2024). Así se ha reportado con los exometabolitos de cepa de *B. amyloliquefaciens* los cuales hacen incrementar en las plantas de trigo la actividad de enzimas como la fenilalanina amonía-liasa (PAL), en correlación con disminución del área foliar afectada por el patógeno *Bipolaris sorokiniana* evidenciando la inducción de la respuesta de defensa (Dragovoz et al., 2015), e inducir la producción de especies reactivas de oxígeno en planta de arroz, que se considera una de las primeras respuestas en la cascada de eventos en la reacción de defensa de las plantas ante fitopatógenos (Su et al., 2024), o con enzimas tipo proteasas y celulasas como se determinó en *B. velezensis* Bv-116 en biocontrol de *Fusarium oxysporum* en planta de pepino (Li et al., 2024). La enzima PAL, involucrada en la síntesis de compuestos como las fitoalexinas a través de la ruta de los fenilpropanoides, moléculas que están implicadas en la reacción de defensa en plantas ante patógenos; las fitoalexinas son compuestos de bajo peso molecular como la naringenina y la sakuranteina, las que en planta de arroz por ejemplo, hacen aumentar la defensa ante el hongo patógeno *Magnaporthe oryzae* (Lahari et al., 2024).

Además del biocontrol por antibiosis mediante la acción de varios compuestos antimicrobianos, las bacterias benéficas compiten con los fitopatógenos por el nicho ecológico, ya sea por espacio o por nutrientes (Lyng et al., 2024) como se ha reportado con los antibióticos surfactina y

2. *Bacillus* genus bacteria in the biocontrol of phytopathogens

Bacteria of *Bacillus* genus are widely distributed and can occupy various ecological niches such as soil, the rhizosphere, or even foliar surfaces, adapting to diverse environmental conditions through the formation of bacterial endospores (Kenfaoui et al., 2024). Due to their genetic diversity, efficient colonization, and ability to produce various secondary metabolites, *Bacillus* has gained prominence in biocontrol against many phytopathogens (Jabnoun-Khiareddine et al., 2024; Santhosh et al., 2024). The mechanisms by which *Bacillus* inhibit phytopathogens include the synthesis of volatile compounds, hydrolytic enzymes, and antibiotic lipopeptides such as iturin, surfactin, and fengycin. The latter two also activate systemic defense responses in plants (Karacic et al., 2024).

It has been reported that exometabolites from the *B. amyloliquefaciens* strain increase the activity of enzymes such as phenylalanine ammonia-lyase (PAL) in wheat plants. This correlates with a reduction in the leaf area affected by the pathogen *Bipolaris sorokiniana*, demonstrating the induction of the plant's defense response (Dragovoz et al., 2015). Additionally, these exometabolites induce the production of reactive oxygen species in rice plants, considered one of the initial responses in the cascade of defense reactions against phytopathogens (Su et al., 2024). Similarly, protease- and cellulase-type enzymes, as determined in *B. velezensis* Bv-116, play a role in the biocontrol of *Fusarium oxysporum* in cucumber plants (Li et al., 2024).

The PAL enzyme, involved in the synthesis of compounds such as phytoalexins via the phenylpropanoid pathway, produces molecules implicated in plant defense against pathogens. Phytoalexins are low-molecular-weight compounds, such as naringenin and sakuranetin, which in rice plants, for instance, enhance defense against the pathogenic fungus *Magnaporthe oryzae* (Lahari et al., 2024). In addition to biocontrol through antibiosis via various antimicrobial compounds, beneficial bacteria compete with phytopathogens for the ecological niche, whether for space or nutrients (Lyng et al., 2024). For example, antibiotics such as surfactin and plipastatin produced by a *B. subtilis* strain inhibit the growth and reduce the occupied space of a *Staphylococcus aureus* strain. Moreover, *B. subtilis* suppresses the expression of virulence factors in *S. aureus* (Gonzalez et al., 2011). Similarly, *Bacillus* spp. can disrupt the cell membranes of phytopathogenic fungi through cell wall disintegration mechanisms, even affecting spore structure and thereby inhibiting germination (M. Zhang et al., 2024).

The discovery of the utility of bacteria from the *Bacillus* genus for pathogen biocontrol dates back to the late 1940s, when *B. subtilis* was identified as a producer of bacillomycin, an antibiotic effective against pathogenic fungi (Landy et al., 1948).

plipastatina producidos por una cepa de *B. subtilis* para inhibir el crecimiento y reducir el espacio ocupado por una cepa de *Staphylococcus aureus*, interacción en la que además, *B. subtilis* inhibe la expresión de factor de virulencia en *S. aureus* (Gonzalez et al., 2011). Similarmente, *Bacillus* spp. puede actuar afectando las membranas celulares de hongos fitopatógenos por medio de mecanismos de disrupción de la pared celular, afectar incluso la estructura de la espora y con ello inhibir su germinación (M. Zhang et al., 2024). El descubrimiento de la utilidad de bacterias del género *Bacillus* para fines de biocontrol de patógenos, se remonta a finales de los 40s en donde *B. subtilis* fue referido como productor de bacilomicina con carácter antibiótico contra hongos patógenos (Landy et al., 1948).

3. Especies de *Bacillus* en la promoción del crecimiento en plantas

En el género *Bacillus* se encuentran especies y variedad de cepas que además de antagonizar contra fitopatógenos, también muestran la propiedad de promover el crecimiento en las plantas. Propiedades como la síntesis de ácido indol acético (IAA), la solubilización de fosfato y la producción de sideróforos, es bastante común en este género de bacterias; con estas características, estos microorganismos le aportan a la planta nutrientes y además fitohormonas para promover la división celular, lo cual le infiere a las plantas mayor nivel de nutrición, y con ello mayor velocidad en el crecimiento y desarrollo. Adicionalmente, cepas de especies de *Bacillus* muestran capacidad de producir metabolitos con los cuales son capaces de activar en las plantas la resistencia sistémica inducida (RSI), que significa un estado de resistencia en todos los tejidos ante amplio espectro de fitopatógenos, resistencia sostenida por un periodo de tiempo (Woo et al., 2024). Un estado de planta sana, con menor impacto de enfermedades por fitopatógenos, correlaciona entonces con un crecimiento óptimo que se manifiesta con mayor vigor, con mayores niveles de acumulación de biomasa. En estos aspectos, *B. amyloliquefaciens*, *B. velezensis* y *B. subtilis* se han reportado exhiben mayor producción de sideróforos y lipopéptidos cíclicos antibióticos antifúngicos comparado con especies como *Paenibacillus polymyxa* (Ait Kaki et al., 2013). Cepas de *B. megaterium*, *B. safensis* y *B. simplex* promueven crecimiento en plantas de maíz, soya y trigo; *B. megaterium* más efectiva en una variedad de plantas (Akinrinlola et al., 2018). Con *B. simplex* demostrado también en chícharo, kiwi, fresa y tomate (Erturk Y et al., 2012). La capacidad de especies de *Bacillus* para promover el crecimiento en plantas no está exclusivamente condicionado a las características genéticas de la bacteria. Se ha demostrado que el resultado de promoción de crecimiento en planta puede depender de la composición química de los exudados de la raíz, y que la alteración en los componentes de la pared celular en la bacteria al ser impregnada con los exudados, es diferencial en respuesta a diferentes especies de plantas, como se ha

3. *Bacillus* species in plant growth promotion

Within the *Bacillus* genus, various species and strains not only antagonize phytopathogens but also exhibit the ability to promote plant growth. Traits such as the synthesis of indole-3-acetic acid (IAA), phosphate solubilization, and siderophore production are quite common in this genus. These characteristics enable these microorganisms to provide plants with nutrients and phytohormones that stimulate cell division, leading to enhanced nutrition and faster growth and development. Additionally, *Bacillus* species can produce metabolites that activate induced systemic resistance (ISR) in plants. ISR establishes a state of resistance across all plant tissues against a broad spectrum of phytopathogens and persists for a period (Woo et al., 2024). This healthier state, with reduced disease impact, correlates with optimal growth, manifested by greater vigor and increased biomass accumulation.

Notably, *B. amyloliquefaciens*, *B. velezensis*, and *B. subtilis* have been reported to exhibit higher production of siderophores and antifungal cyclic lipopeptides compared to species like *Paenibacillus polymyxa* (Ait Kaki et al., 2013). Strains of *B. megaterium*, *B. safensis*, and *B. simplex* have demonstrated plant growth promotion in crops such as maize, soybean, and wheat, with *B. megaterium* being particularly effective across various plants (Akinrinlola et al., 2018). *B. simplex* has also been shown to promote growth in pea, kiwi, strawberry, and tomato plants (Erturk Y et al., 2012). The ability of *Bacillus* species to promote plant growth is not solely determined by their genetic characteristics. Research has shown that the chemical composition of root exudates can influence growth promotion outcomes. Alterations in the bacterial cell wall components caused by root exudates can vary depending on the plant species, as demonstrated in interactions between *B. cereus* and tobacco or peanut plants (Dutta et al., 2013) (Figure 1).

On the other hand, the coexistence of consortia in the soil between different *Bacillus* species, and even the ability to promote a relative abundance of arbuscular mycorrhizal fungi (AMFs) while reducing phytopathogenic fungi, is another property these bacteria possess. Consortia between *Bacillus* bacteria, and between *Bacillus* bacteria and AMFs, benefit plant growth. This has been documented with strains of *B. subtilis* and *B. velezensis* in wheat (Ji et al., 2022) and in co-inoculations of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) and *Bacillus subtilis* strains in tomato, onion, and squash plants (Gebreslassie et al., 2024).

In consortia designed to enhance plant growth, *Bacillus* demonstrates its ability to form biofilms on the rhizodermis, commonly correlating with host plant growth promotion and a reduction in stress caused by salinity (Lee et al., 2023). It has also been reported that applying a consortium of two or three bacterial strains belonging to *Bacillus* and *Pseudomonas* leads to increased growth in maize plants (Domenech J & Gutierrez-Mañero, 2006). The syntrophic cooperation between *Bacillus velezensis* SQR-9

demostrado con *B. cereus* en interacción con planta de tabaco y de cacahuete (Dutta et al., 2013) (Figura 1).

Por otro lado, la coexistencia de consorcios en el suelo entre diferentes especies de *Bacillus* e incluso la capacidad de promover una relativa abundancia de hongos micorrízicos arbusculares (HMAs) y reducir la de los hongos fitopatógenos, es otra propiedad que poseen estas bacterias. Consorcios entre bacterias *Bacillus*, y de bacterias *Bacillus* con HMAs, resultan beneficiosos para el crecimiento de las plantas; así se ha documentado con cepas de *B. subtilis* y *B. velezensis* en trigo (Ji et al., 2022) y en co-inoculaciones de hongo micorrízico arbuscular (HMA) y cepa de *Bacillus subtilis* en plantas de tomate, cebolla y calabaza (Gebreslassie et al., 2024). En los consorcios armados para potenciar el crecimiento de las plantas, *Bacillus* destaca su capacidad de formar biopelícula sobre la rizodermis, y esto correlaciona comúnmente con promoción del crecimiento de la planta hospedero, y a su vez con reducción del estrés causado por salinidad (Lee et al., 2023). Así mismo, se ha reportado que la aplicación de un consorcio de dos o tres cepas bacterianas pertenecientes a *Bacillus* y *Pseudomonas*, permite un aumento en el crecimiento en planta de maíz (Domenech J & Gutierrez-Mañero, 2006). La cooperación sintrófica entre *Bacillus velezensis* SQR-9 y *Pseudomonas stutzeri* en la rizósfera del pepino, promueve el crecimiento de la planta, sin embargo, la eficiencia del consorcio depende en gran medida de las condiciones ambientales (Lee et al., 2023). También se ha reportado que el consorcio conformado por *Bacillus licheniformis* KRB1 y *Pseudomonas aeruginosa* KRP1, en formulaciones basadas en vermiculita, y aplicado en planta de mostaza india *Brassica campestris*, a los 180 días después produjo un aumento estadísticamente significativo en el crecimiento de la planta, comparado con la aplicación de los inóculos con bacteria de forma separada (Maheshwari et al., 2015). En otro ejemplo, la combinación del producto hortícola LS213, que se conforma por *Bacillus subtilis* GB03, *B. amyloliquefaciens* IN937a y quitosano, con *Pseudomonas fluorescens* CECT 5398, no solo favorece el crecimiento de planta de tomate y pimiento, sino que también ayuda en el biocontrol de la *fusariosis* y el marchitamiento provocado por el patógeno *Rhizoctonia*, con mayor eficiencia en el control del patógeno en la planta de pimiento comparado con tomate (Domenech J & Gutierrez-Mañero, 2006).

4. Genómica de bacterias género *Bacillus* en relación a biocontrol de fitopatógenos

En la literatura disponible en el tema de secuenciación genómica y análisis bioinformático en el género *Bacillus*, las principales líneas de investigación se centran en el análisis de la maquinaria metabólica orientada a los metabolitos secundarios, entre estos, los que van dirigidos hacia la antibiosis contra microorganismos competidores, además hacia la interacción simbiótica con las

and *Pseudomonas stutzeri* in the rhizosphere of cucumber promotes plant growth; however, the efficiency of the consortium largely depends on environmental conditions (Lee et al., 2023).

Additionally, the consortium formed by *Bacillus licheniformis* KRB1 and *Pseudomonas aeruginosa* KRP1, applied in vermiculite-based formulations to Indian mustard (*Brassica campestris*), produced a statistically significant increase in plant growth after 180 days compared to the application of the bacterial inoculants separately (Maheshwari et al., 2015). In another example, the combination of the horticultural product LS213—composed of *Bacillus subtilis* GB03, *B. amyloliquefaciens* IN937a, and chitosan—with *Pseudomonas fluorescens* CECT 5398 not only promotes the growth of tomato and pepper plants but also aids in the biocontrol of fusariosis and wilt caused by the pathogen *Rhizoctonia*. This biocontrol effect was more efficient in pepper plants compared to tomato plants (Domenech J & Gutierrez-Mañero, 2006).

4. *Bacillus* Genus Bacteria Genomics in Relation to Phytopathogen Biocontrol

In the available literature on genomic sequencing and bioinformatics analysis within the *Bacillus* genus, the primary research focuses on analyzing metabolic machinery related to secondary metabolites, including those directed against competing microorganisms, as well as their symbiotic interaction with host plants. The species with sequenced genomes that have been most studied genomically include *B. velezensis*, *B. amyloliquefaciens*, *B. subtilis*, *B. atrophaeus*, *B. cereus*, *B. paralicheniformis*, *B. tequilensis*, *B. stercoris*, and *B. altitudinis*. Of every 10 genomic publications, an average of 4.5 pertain to *B. velezensis*, 1.5 to *B. amyloliquefaciens*, and 1.2 to *B. subtilis*.

The genome sizes in the *Bacillus* genus range from 3.73 to 5.79 Mb. For *B. velezensis*, the average genome size is 3.99 Mb, for *B. amyloliquefaciens*, it is 4.04 Mb, while *B. cereus* stands out with a larger genome of 5.86 Mb. This information is based on data directly reported in scientific articles tracked with EndNote from the year 2000 onward. (Table 2). The number of genes in a genome correlates with its size in *Bacillus* species. Species such as *B. velezensis*, *B. amyloliquefaciens*, and *B. altitudinis*, which have smaller genomes ranging from 3.83 to 3.99 Mb, also have the fewest genes, with numbers ranging between 3,897 and 4,219. Conversely, species with larger genomes, such as *B. atrophaeus*, *B. paralicheniformis*, and *B. cereus*, with genomes of 4.21, 4.28, and 5.86 Mb, respectively, also have the highest number of genes, with counts of 4,222, 4,219, and 5,497, respectively. A contrasting feature is the GC content percentage in the genomes of these species; while most species have GC content between 41.89% and 47.14%, *B. cereus*, with the largest genome, stands out with the lowest

plantas hospederas. Las especies con genoma secuenciado mas estudiadas mediante genómica son *B. velezensis*, *B. amyloliquefaciens*, *B. subtilis*, *B. atrophaeus*, *B. cereus* y *B. paralicheniformis*, *B. tequilensis*, *B. stercoris* y *B. altitudinis*. De cada 10 publicaciones de genómica, en promedio 4.5 corresponden a la especie *B. velezensis*, 1.5 a *B. amyloliquefaciens* y 1.2 a *B. subtilis*. Los genomas en el género *Bacillus* alcanzan un tamaño que fluctúa entre 3.73 y 5.79 Mb; para *B. velezensis* el tamaño promedio se sitúa en 3.99 Mb, para *B. amyloliquefaciens* está en 4.04 Mb, mientras que *B. cereus* se distingue por contar con un genoma mas grande comparativamente, mismo que se sitúa en 5.86 Mb; esta información en base a los datos reportados directamente en los artículos científicos rastreados con EndNote del año 2000 en adelante (Cuadro 2).

El número de genes por genoma correlaciona con el tamaño de los genomas en la especies de género *Bacillus*; así, las especies *B. velezensis*, *B. amyloliquefaciens* y *B. altitudinis* que tienen en general los genomas de menor tamaño, que fluctúa entre 3.83 y 3.99 Mb, también tienen el menor número de genes, cifra que sitúa entre 3,897 y 4,219. De igual manera, las especies con genoma de mayor tamaño, las cuales son *B. atrophaeus*, *B. paralicheniformis* y *B. cereus* con genoma de 4.21, 4.28 y 5.86 Mb respectivamente, también poseen el mayor número de genes, 4,222, 4,219 y 5,497 correspondientemente. Un dato que contrasta es el porcentaje de contenido GC en los genomas por especie; mientras que la mayoría de las especies presentan entre 41.89 y 47.14 %, la especie *B. cereus* que posee el genoma de mayor tamaño, también se distingue del resto de las especies por contar con el porcentaje mas bajo, el cual desciende al 35.5 % de bases GC (Cuadro 2).

Los mecanismos intrínsecos de la competencia microbiana, con énfasis en el mundo procarionta, se fundamenta en la plétora de moléculas de carácter antibiótico que producen las bacterias. Los pocos estudios de genética y de genómica que se han realizado en *Bacillus* orientados al análisis de los grupos de genes relacionados con las rutas específicas para la biosíntesis de metabolitos, empiezan a aparecer desde el 1987 (Lerner et al., 1987), y en particular, estudios orientados a los metabolitos de carácter antimicrobiano son mucho mas escasos. En el género *Bacillus* hay especies reconocidas por su capacidad de producir una diversidad de metabolitos secundarios con aplicación en la agricultura, la medicina y otros rubros de amplio espectro en la biotecnología (Othoum et al., 2018). En las bacterias del orden *Bacillales*, los géneros *Bacillus* y *Paenibacillus* poseen el mayor número de CGBs en sus genomas, reportándose entre 10 y 13 regiones con CGBs por genoma para *Bacillus* y entre 12 y 16 regiones por genoma para *Paenibacillus* (Song et al., 2024). Los datos que se han develado a la fecha con estudios de genómica en el género *Bacillus*, enfatizan clústers de genes biosintéticos destinados para la síntesis de los antibióticos como la fengicina, surfactina, péptido lasso, zwittermicina A, butirosina, bacili-

GC content at 35.5% (Table 2).

The intrinsic mechanisms of microbial competition, particularly in prokaryotes, are based on the plethora of antibiotic molecules produced by bacteria. Few genetic and genomic studies have been conducted on *Bacillus* aimed at analyzing gene groups related to specific pathways for metabolite biosynthesis, starting to emerge since 1987 (Lerner et al., 1987), with studies specifically focused on antimicrobial metabolites being even scarcer. Within the *Bacillus* genus, there are species known for their ability to produce a variety of secondary metabolites with applications in agriculture, medicine, and other areas of biotechnology (Othoum et al., 2018). In the *Bacillales* order, the genera *Bacillus* and *Paenibacillus* possess the highest number of cryptic gene biosynthesis (CGB) regions in their genomes, with *Bacillus* reported to have between 10 and 13 CGB regions per genome, and *Paenibacillus* having between 12 and 16 (Song et al., 2024).

The data revealed to date from genomic studies in the *Bacillus* genus emphasize biosynthetic gene clusters (BGCs) dedicated to the synthesis of antibiotics such as fengycin, surfactin, lasso peptide, zwittermicin A, butirosin, bacilibactin, bacilisin, bacilene, macrolactin H, difficidin, comX4, and amylocyclin. These antibiotics play significant roles in the biocontrol of phytopathogens and are integral to the competitive advantage of *Bacillus* species in their environments. The identification and understanding of these biosynthetic pathways have been crucial for leveraging *Bacillus* as a biocontrol agent, allowing the production of natural antimicrobial compounds that can inhibit or kill harmful microorganisms, thus protecting plants from diseases (De la Cruz-Rodriguez et al., 2023; Dhanalakshmi & Rajendhran, 2024).

5. Bacteria of the *Bacillus* genus and their modes of inhibition of phytopathogens

In *Bacillus* species, there are bacteria capable of producing a variety of bioactive metabolites with broad agrobiotechnology applications, especially for the inhibition of microorganisms that damage crops and for activating systemic resistance in plants. When *Bacillus* bacteria confront pathogens, the biocontrol agent deploys a variety of biochemical mechanisms, which in some cases are determined by the type of phytopathogen it faces (L. Zhang et al., 2024).. This *Bacillus* spp.-phytopathogen interaction has gained significance since the first genomes of these bacteria were sequenced in 2007. Since then, various gene clusters have been identified that encode enzymes involved in the biosynthesis pathways of a wide range of antimicrobial compounds, like the aforementioned surfactin, bacilomycin-D, fengycin, bacilisin, macrolactin, bacillaene, difficidin, surfactin A, iturin A, and fengycin (De la Cruz-Rodriguez et al., 2023).

Some *Bacillus* species synthesize antimicrobial compounds of the polyketide type, such as difficidin, macro-

bactina, bacilisina, bacileno, macrolactina H, difficidina, comX4 y amylociclina. Estos antibióticos desempeñan un papel importante en el biocontrol de fitopatógenos y son parte integral de la ventaja competitiva de las especies de *Bacillus* en su hábitat (De la Cruz-Rodríguez et al., 2023; Dhanalakshmi & Rajendhran, 2024).

lactin, or bacillaene, or compounds of the lipopeptide type, such as fengycin, bacillomycin, bacillibactin, or surfactin. With this diversity of antibiotic weapons, these bacteria can counteract harmful organisms in plants, including bacteria, fungi (Figure 1), nematodes, viruses, and even pest insects. As an example, against fungal phytopathogens, it has been

Cuadro 2. Especies del género *Bacillus* y su tamaño de genoma y número de genes. Con datos del Banco de genes NCBI a partir de literatura científica del año 2000 en adelante, donde se reportan secuenciaciones genómicas de especies del género *Bacillus*.

Table 2. Species of the *Bacillus* genus and their genome size and number of genes. Based on data from the NCBI Gene Bank and scientific literature from the year 2000 onward, reporting genomic sequencing of *Bacillus* species.

Especie	Tamaño de genoma (Mb) promedio	Número de genes promedio	Contenido de GC promedio
<i>B. velezensis</i>	3.99	3,897	46.48
<i>B. amyloliquefaciens</i>	3.98	4,219	47.14
<i>B. subtilis</i>	4.10	4,262	43.72
<i>B. cereus</i>	5.86	5,497	35.50
<i>B. atrophaeus</i>	4.21	4,222	43.39
<i>B. paralicheniformis</i>	4.28	4,752	45.90
<i>B. tequilensis</i>	4.01	3,951	43.70
<i>B. stercoris</i>	4.15	4,422	43.50
<i>B. altitudinis</i>	3.83	3,950	41.89

5. Bacterias del género *Bacillus* y sus modalidades para la inhibición de los fitopatógenos

En las especies de género *Bacillus* se encuentran bacterias que pueden producir una variedad de metabolitos bioactivos con amplia aplicación agrobiotecnológica, especialmente para la inhibición de los microorganismos que dañan los cultivos, y para activar la resistencia sistémica en las plantas. En la confrontación de bacterias *Bacillus* contra patógenos, el agente de biocontrol despliega una variedad de mecanismos bioquímicos, determinados en algunos casos por el tipo de fitopatógeno que enfrenta (L. Zhang et al., 2024). Esta interacción *Bacillus* spp.-agentes fitopatógenos ha tomado relevancia desde que los primeros genomas de estas bacterias fueron secuenciados por primera vez en 2007. Desde entonces se han identificado diversos grupos de genes que codifican para enzimas involucradas en las rutas de biosíntesis de una gran variedad de compuestos antimicrobianos, como los antes mencionados surfactin, bacilomicin-D, fengicina, bacilisina, macrolactina, bacilaeno, difficidin, surfactin A, iturina A y fengycin (De la Cruz-Rodríguez et al., 2023).

Algunas especies de *Bacillus* sintetizan compuestos antimicrobianos del tipo policétidos como el difficidin, el macrolactin o el bacillaeno, o compuestos del tipo lipopéptidos como el fengycin, el bacillomycin, el bacillibactin o la surfactina. Con esa diversidad de armas en carácter de antibióticos estas bacterias pueden contrarrestar a organismos perniciosos en las plantas incluyendo bacterias, hongos, nemátodos, virus e incluso insectos plaga (Figura 1).

documented that *B. velezensis* strain ZN-S10, in confrontation with *Colletotrichum changpingense*, the causal agent of anthracnose in several plant species, synthesizes 19 metabolites, of which the most relevant antifungal ones are succinyl macrolactin A, telocinobufagin, and surfactin A, with which it can inhibit spore germination and damage the hyphae of the fungus. Macrolactin A causes significant cellular damage, especially to the germ tubes of the pathogen. In the group of volatile compounds, strain ZN-S10, through caproic acid and 2-3-butanediol, can inhibit the pathogenic fungus *C. changpingense* (Ye et al., 2023); while in other studies conducted with *B. cereus* and *B. subtilis*, pterin and dihydrouracil show antibacterial and nematicidal activity. In the case of dihydrouracil, it targets a phosphoribosyltransferase enzyme in the nematode *Meloidogyne exigua* (Oliveira et al., 2014). On the other hand, rhizobacteria, including *Bacillus* bacteria, support plants by competing with pathogens for essential nutrients such as iron. This is done through the synthesis and release of siderophores, such as bacillibactin (Fazle Rabbee & Baek, 2020), bacillibactin B, bacillibactin C, and tribengtlin (Nalli et al., 2023) and other forms of siderophores that commonly act by chelating iron in its Fe³⁺ form, significantly increasing its mobility in the soil and rhizosphere, making it available for plants (Curie & Briat, 2003) and reducing its availability to competing microorganisms, especially when this element is present in limited proportions. This becomes a mechanism of iron sequestration to prevent its availability to phytopathogens (Aguado-Santacruz et al., 2012) (Figure 1).

Como ejemplo, contra fitopatógenos fúngicos se ha documentado que *B. velezensis* cepa ZN-S10 en confrontación contra *Colletotrichum changpingense*, agente causal de antracnosis en varias especies de plantas, sintetiza 19 metabolitos de los cuales, los más relevantes de acción antifúngica son el Succinil macrolatin A, telocinobufagin y el surfactin A, con los que puede inhibir la germinación de esporas y dañar las hifas del hongo; el macrolatin A causa daño celular significativo especialmente sobre los tubos germinativos del patógeno. En los metabolitos del grupo de los compuestos volátiles, la cepa ZN-S10 mediante el ácido caproico y el 2-3-butanediol puede inhibir al hongo patógeno *C. changpingense* (Ye et al., 2023); mientras que en otros estudios realizados en *B. cereus* y *B. subtilis*, el pterin y el dihidrouracil muestran actividad antibacteriana y nematocida. En el caso del dihidrouracil, haciendo blanco en una enzima fosforibosil transferasa del nemátodo *Meloidogyne exigua* (Oliveira et al., 2014).

Por otro lado, las rizobacterias incluyendo las bacterias *Bacillus*, participan favoreciendo a la planta al competir con los patógenos por nutrientes esenciales como el hierro, esto mediante la síntesis y liberación de sideroforos como la bacilibactina (Fazle Rabbee & Baek, 2020), la bacilibactina B, la bacilibactina C y el tribengtlin (Nalli et al., 2023) y otras formas de sideróforos, que comúnmente actúan quelando el hierro en la forma Fe^{3+} incrementando significativamente su movilidad en el suelo y la rizosfera, para ser aprovechado por las plantas (Curie & Briat, 2003), haciendo al hierro menos disponible para los microorganismos competidores, especialmente cuando este elemento se encuentra en proporciones limitadas, lo que se convierte en un mecanismo de secuestro de hierro para impedir su disponibilidad para los fitopatógenos (Aguado-Santacruz et al., 2012) (Figura 1).

Así mismo, en el genoma de *B. subtilis* se encuentran genes que codifican quitinasas y glucanasas, enzimas que son capaces de hidrolizar las paredes celulares de los hongos (M. Zhang et al., 2024). *B. amyloliquefaciens* sintetiza surfactinas con actividad antimicrobiana en varios patógenos, entre los que se encuentran *Ralstonia solanacearum*, *Pseudomonas syringae* y *Fusarium verticillioides* (Fazle Rabbee & Baek, 2020). Otra forma en que las rizobacterias favorecen la fisiología de las plantas, particularmente en la sanidad, es mediante la activación de la resistencia sistémica inducida (RSI), que es un estado fisiológico de mayor capacidad de defensa, inducido por estímulos ambientales específicos, en donde las defensas innatas de la planta son potenciadas contra subsecuentes ataques de fitopatógenos, y resulta efectiva contra un amplio espectro de patógenos y parásitos (Figura 1).

En este mecanismo de activación de defensa sistémica están involucradas las fitohormonas ácido jasmónico, etileno y ácido salicílico (Choudhary et al., 2007). Especies de género *Bacillus* son bastante referidas en la literatura como inductoras de RSI, en estas se incluyen a *Bacillus*

Similarly, in the genome of *B. subtilis*, genes encoding chitinases and glucanases are found, enzymes that are capable of hydrolyzing the cell walls of fungi (Zhang et al., 2024). *B. amyloliquefaciens* synthesizes surfactins with antimicrobial activity against various pathogens, including *Ralstonia solanacearum*, *Pseudomonas syringae*, and *Fusarium verticillioides* (Fazle Rabbee & Baek, 2020).

Another way in which rhizobacteria support plant physiology, particularly in terms of plant health, is through the activation of induced systemic resistance (ISR), which is a physiological state of enhanced defense capacity induced by specific environmental stimuli. In this state, the plant's innate defenses are potentiated against subsequent attacks from phytopathogens, and it proves effective against a broad spectrum of pathogens and parasites (Figure 1).

In this systemic defense activation mechanism, the phytohormones jasmonic acid and ethylene are involved (Choudhary et al., 2007). *Bacillus* species are widely referenced in the literature as inducers of ISR, including *B. amyloliquefaciens*, *B. subtilis*, *B. pasteurii*, *B. cereus*, *B. pumilus*, *B. mycoides*, *B. sphaericus*, and *B. velezensis*, among others, and have been demonstrated in a variety of plant species, both cultivated and wild (Choudhary & Johri, 2009). For example, *B. cereus* is capable of increasing the expression of disease resistance genes in species such as strawberry (Hu et al., 2018).

In tomato, *B. subtilis* strain NBRI-W9 activates ISR against the pathogen *Fusarium chlamydosporum*; this bacterial strain is also capable of parasitizing the pathogen, causing degradation of the cell wall (Yadav et al., 2024). In some cases, the metabolite produced by the bacteria that activates ISR in the plant has been identified, such as in the case of *Bacillus fortis* strain IAGS162, which synthesizes phenylacetic acid, significantly reducing the disease caused by *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici* in tomato plants (Akram et al., 2016).

6. Bacteria of *Bacillus* genus and their possibilities in their use as consortia with others biocontrol agents

Microbial consortia, also known as synthetic microbial consortia, are composed of two or more microbial groups, which can be from the same or different species. These consortia, by possessing multiple functions, have greater metabolic diversity. By acting synergistically with one another, they allow for greater efficiency in the biocontrol of phytopathogens or in stimulating plant growth, compared to using individual strains (Fraire-Mayorga et al., 2020) (Figure 1). Bacterial consortia have important characteristics such as efficiency, robustness, and modularity, advantages that are not present when handling bacteria individually (Kumar & Jagadeesh, 2016)

Bacillus species are widely used in the formation of these synthetic microbial consortia due to the characteristics of their secondary metabolism products. For example, in consortia for the control of phytopathogenic agents, a

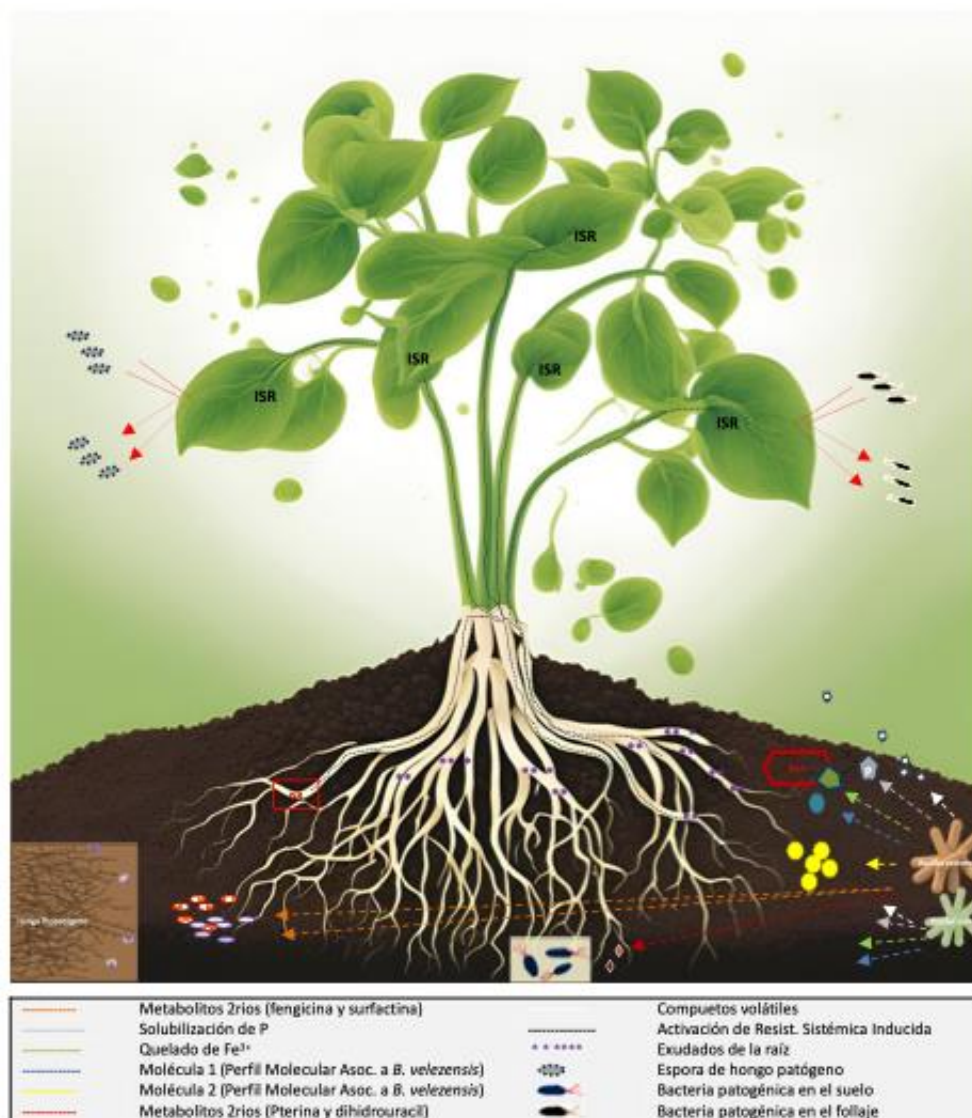


Figura 1. Múltiples funciones benéficas para la planta desempeñadas por rizobacterias género *Bacillus*. Quelado de hierro, solubilización de fósforo, síntesis de metabolitos secundarios volátiles que activan Resistencia sistémica inducida (RSI), síntesis de antibióticos fengicina y surfactina dirigidos para hongos, síntesis de antibióticos pterina y dihidouracil dirigidos para bacterias. La resistencia sistémica inducida (ISR) que hace a la planta resistente por un periodo de tiempo al ataque de amplio espectro de patógenos, en este ejemplo, hongos y bacterias en el follaje. Fuente.- elaboración propia.

Figure 1. Multiple beneficial functions for plants performed by *Bacillus* rhizobacteria include iron chelation, phosphorus solubilization, synthesis of volatile secondary metabolites that activate Induced Systemic Resistance (ISR), and synthesis of antibiotics such as fengycin and surfactin targeting fungi, as well as pterin and dihydouracil antibiotics targeting bacteria. ISR makes the plant resistant for a period of time to broad-spectrum pathogen attacks, including fungi and bacteria on the foliage. Source: own elaboration.

amyloliquefaciens, *B. subtilis*, *B. pasteurii*, *B. cereus*, *B. pumilus*, *B. mycoides*, *B. sphaericus* y *B. velezensis*, entre otras, demostrado en muy diversas especies de plantas, cultivadas y silvestres (Choudhary & Johri, 2009). Por

consortium formed by isolate 59 of *Serratia marcescens*, isolate 57 of *Pseudomonas fluorescens*, isolate 36 of *Rahnella aquatilis*, and isolate 63 of *Bacillus amyloliquefaciens* has been reported to show effective

ejemplo, *B. cereus* es capaz de incrementar la expresión de genes de resistencia a enfermedades foliares en especies como la fresa (Hu et al., 2018). En tomate, *B. subtilis* cepa NBRI-W9 activa ISR contra el patógeno *Fusarium chlamydosporum*; cepa bacteriana que es además capaz de parasitar al patógeno causando degradación de pared celular (Yadav et al., 2024), y en algunos casos se ha determinado el metabolito producido por la bacteria que activa la RSI en la planta, tal es el caso de *Bacillus fortis* cepa IAGS162 que sintetiza ácido fenilacético, para disminuir notablemente la enfermedad causada por *Fusarium oxysporum* f. sp. *Lycopersici* en planta de tomate (Akram et al., 2016).

6. Bacterias género *Bacillus* y sus posibilidades de uso en consorcio y con otros agentes de biocontrol

Los consorcios microbianos, también conocidos como consorcios microbianos sintéticos son aquellos que se encuentran conformados por dos o más grupos microbianos, que pueden ser de la misma o de diferentes especies, y que al poseer múltiples funciones tienen mayor diversidad a nivel metabólico, por lo que al actuar de forma aditiva o sinérgica entre sí, permiten una mayor eficiencia en el biocontrol de fitopatógenos o en la estimulación de crecimiento de las plantas, a diferencia de si se usaran cepas individuales (Fraire-Mayorga et al., 2020; Kishorkumar et al., 2024) (Figura 1). Los consorcios bacterianos poseen características importantes como eficiencia, robustez y modularidad, ventajas que no se tienen cuando se manejan bacterias en lo individual (Kumar & Jagadeesh, 2016).

Las bacterias del género *Bacillus* son ampliamente utilizadas en la formación de estos consorcios microbianos sintéticos, debido a las características de los productos de su metabolismo secundario. En los consorcios para el combate de agentes fitopatógenos se han reportado, por ejemplo, el consorcio formado por el aislado 59 de *Serratia marcescens*, aislado 57 de *Pseudomonas fluorescens*, aislado 36 de *Rahnella aquatilis* y aislado 63 de *Bacillus amyloliquefaciens*, que muestra un control eficaz de *Fusarium* en planta de garbanzo (Palmieri & Lima, 2017). De igual forma, el consorcio formado por las cepas *B. amyloliquefaciens* W19 y *Pseudomonas* sp. PSE78, o el consorcio conformado por *Pseudomonas chlororaphis* subsp. *piscium* PS5, *Bacillus velezensis* BN8.2 y *Trichoderma virens* T2C1.4, ambos con buen desempeño en el control de la marchitez del banano producida por *Fusarium* (Prigigallo & Bubici, 2022). Para la protección de planta de guisante contra el patógeno de la pudrición blanda, *Sclerotinia sclerotiorum*, se ha utilizado el consorcio conformado por *Pseudomonas aeruginosa* PJHU15, *Trichoderma harzianum* TNHU27 y *Bacillus subtilis* BHHU100, con resultados favorables debido al incremento en la respuesta de defensa frente al patógeno, con niveles más altos comparado con el uso de las cepas individuales (Jain & Bahadur Singh, 2012). Similarmente con consorcios de cepas de *B. velezensis*, *B. amyloliquefaciens* y *B. subtilis*

control of *Fusarium* in chickpea plants (Palmieri & Lima, 2017). Similarly, the consortium formed by the strains *B. amyloliquefaciens* W19 and *Pseudomonas* sp. PSE78, or the consortium composed of *Pseudomonas chlororaphis* subsp. *piscium* PS5, *Bacillus velezensis* BN8.2 and *Trichoderma virens* T2C1.4, both perform well in controlling banana wilt caused by *Fusarium* (Prigigallo & Bubici, 2022). For protecting pea plants from the soft rot pathogen *Sclerotinia sclerotiorum*, a consortium formed by *Pseudomonas aeruginosa* PJHU15, *Trichoderma harzianum* TNHU27, and *Bacillus subtilis* BHHU100 has been used with favorable results, showing increased defense response against the pathogen, with higher levels compared to using the individual strains (Jain & Bahadur Singh, 2012).

Similarly, consortia of strains of *B. velezensis*, *B. amyloliquefaciens* and *B. subtilis* with fungistatic effect against strain of *Colletotrichum gloeosporioides* (Shen et al., 2023)

7. Bioremediation, another relevant topic where *Bacillus* genus stands out

Bioremediation based on microorganisms, which can include bacteria, fungi (including yeasts), and microalgae, is a set of tools that are increasingly being implemented with greater acceptance, mainly because these options are cost-effective and ecologically compatible. Additionally, for in situ bioremediation, microorganisms can be native to the same area where the contaminated site is located, increasing the chances of successful bioremediation performance (Shylla et al., 2021). Environmental contamination is the result of the release of xenobiotics and other naturally occurring recalcitrant compounds such as heavy metals, which are, to some extent, products of global industrialization. Heavy metals, which are difficult to decompose, are contaminants that exist in the earth's crust in the form of minerals in rocks, and when released naturally or as a consequence of mining activities, they expose their toxicity to biodiversity for long periods (Bala et al., 2022). On the other hand, total petroleum hydrocarbons (TPH) refer to any mixture of several hundred hydrocarbons, composed mainly of hydrogen and carbon, derived from crude oil (Saranya K & V., 2020).

Microorganisms possess the ability to degrade organic or inorganic compounds, synthetic chemicals, and toxic substances, converting them into less harmful or harmless compounds for environmental health. Pollutants can be of various natures, with some of the most common being agrochemicals (pesticides, herbicides, fungicides, bactericides), petroleum-derived hydrocarbons, polychlorinated biphenyls, plastics, heavy metals, among others (Hernández-Caricio et al., 2022).

Bacteria are widely used for bioremediation due to their ability to survive in highly variable environmental conditions. They possess the ability to transform and detoxify different harmful compounds, including heavy metals (MPs), which they can metabolize or bioaccumulate

con efecto fungistático contra cepa de *Colletotrichum gloesporioides* (Shen et al., 2023).

7. En biorremediación, otro rubro relevante donde figura el género *Bacillus*

La biorremediación a base de microorganismos que pueden ser bacterias, hongos (inclusive levaduras) y microalgas, es un conjunto de herramientas que se vienen implementando cada vez con mayor aceptación, sobretodo porque estas opciones demandan menores costos y porque son ecológicamente compatibles, además de que, para biorremediación *in situ*, los microorganismos pueden ser nativos, provenientes de la misma zona donde se localiza el sitio contaminado, aumentando las posibilidades del buen desempeño de la propuesta de biorremediación (Shylla et al., 2021). La contaminación ambiental es el resultado de la liberación de xenobióticos y otros compuestos recalcitrantes naturales como los metales pesados, que en alguna medida son producto de la industrialización global; los metales pesados, difíciles de descomponer, son contaminantes que existen en la corteza terrestre en forma de minerales en las rocas, y cuando son liberados de forma natural o a consecuencia de la actividad minera, exponen su toxicidad hacia la biodiversidad por mucho tiempo (Bala et al., 2022). Por su parte, los hidrocarburos totales del petróleo (HTP) se refiere a cualquier mezcla de varios cientos de hidrocarburos, compuestos principalmente por hidrógeno y carbono, originados del petróleo crudo (Saranya K & V., 2020).

Los microorganismos cuentan con habilidades para degradar compuestos orgánicos o inorgánicos, químicos sintéticos, tóxicos para el medio ambiente, convirtiéndolos en menos nocivos o inócuos para la salud ambiental. Los compuestos contaminantes pueden ser de muy diversa naturaleza, entre los más comunes están los agroquímicos (plaguicidas, herbicidas, fungicidas, bactericidas), los hidrocarburos derivados del petróleo, los bifenoles policlorinados, los plásticos, los metales pesados, entre otros (Hernández-Caricio et al., 2022). Las bacterias son bastante utilizadas para biorremediación debido a su capacidad de supervivencia en condiciones ambientales muy variables. Presentan habilidades para la transformación y detoxificación de diferentes compuestos nocivos incluidos los metales pesados (MPs), los cuales puede metabolizar o bioacumular (Toledo-Hernández E. et al., 2020; Yin et al., 2022). Las bacterias del género *Bacillus* han figurado en estas prácticas, estas se ha descrito que sintetizan proteínas metaloreguladoras, las cuales facilitan la absorción y transformación de los MPs (Huertas C. & Guevara-Ocampo N., 2016). Estos microorganismos han demostrado ser capaces de remover los MPs por medio de múltiples estrategias, destacando su capacidad de biosorción, debido a la afinidad de estos materiales con el ácido teicurónico y peptidoglicano presentes en su pared celular, además de producir sustancias poliméricas extracelulares (EPS) como mecanismo para evitar la toxicidad de los MPs, sin dejar de lado la expresión de genes que le permiten tolerar altas

(Toledo-Hernández E. et al., 2020; Yin et al., 2022).

Bacillus species have featured in these practices, as they are known to synthesize metalloregulatory proteins, which facilitate the absorption and transformation of heavy metals (Huertas C. & Guevara-Ocampo N., 2016). These microorganisms have proven capable of removing heavy metals through multiple strategies, especially through biosorption, due to the affinity of these materials with teichuronic acid and peptidoglycan in their cell wall, in addition to producing extracellular polymeric substances (EPS) as a mechanism to prevent heavy metal toxicity. They also express genes that allow them to tolerate high concentrations of these toxic agents (Hernández-Caricio et al., 2022). Thus, these microbes are highlighted for their potential to remediate toxic heavy metals, a process in which no toxic by-products are generated (Sharma et al., 2021).

For bioremediation purposes, the *Bacillus* species with the greatest potential are *B. subtilis*, *B. cereus*, and *B. thuringiensis*. These species are notable for their abilities in biosorption, bioaccumulation, and bioprecipitation. Biosorption occurs due to the negative charges on the bacterial cell membranes, which bind heavy metal ions in a physicochemical process independent of metabolism. Bioaccumulation, on the other hand, requires the bacteria to expend energy to absorb the heavy metal, often facilitated by metallothioneins—cysteine-rich proteins that aid in the accumulation of metals within the cell. Bioprecipitation involves converting free heavy metals into insoluble complexes through reductive or oxidative processes, thereby reducing the bioavailability and toxicity of these harmful metals (Wrobel et al., 2023). Other authors describe in microorganisms three biological transformation pathways for heavy metals: the chelation pathway, the reduction or oxidation pathway, and the methylation pathway (Ding et al., 2024).

Regarding herbicide-type contaminants, it has been reported that *Bacillus* species can degrade several of these compounds, such as chlorpyrifos, tributyltin phosphate, malathion, and glyphosate, the latter being one of the most widely used herbicides in agriculture, with notable harmful effects on ecosystems and humans (Hernández-Ruiz et al., 2016; Viveros-Aguilar et al., 2024). It has also been reported that through co-inoculation of two bacteria, *Chenggangzhangella methanolivorans* and *Arthrobacter* sp., in soils contaminated with the herbicides chlorimuron-ethyl and atrazine, these bacteria, in association, have a greater bioremediation effect and help in the replenishment of the native microbiota (Wang et al., 2018).

Bacteria are also capable of reducing hydrocarbon concentrations through physical-chemical reactions, involving peroxidases and oxidases that allow oxidation and subsequent fragmentation. This makes them susceptible to secondary attacks, transforming their organic components into CO₂, H₂O, and humus (López de Mesa et al., 2006;

concentraciones de estos agentes tóxicos. (Hernández-Caricio et al., 2022), así, se destaca el potencial de estos microbios para remediar MPs tóxicos, proceso en el cual no se generan subproductos tóxicos (Sharma et al., 2021).

Con propósitos de biorremediación, las especies de *Bacillus* que se han referido con mayor potencial son *B. subtilis*, *B. cereus* y *B. thuringiensis*, las cuales se destacan por sus capacidades para biosorción, bioacumulación y bioprecipitación. Biosorción sucede a base de las cargas negativas en las membrana celulares a las que se unen los iones de los metales pesados, proceso físico-químico que es independiente del metabolismo. La bioacumulación es un proceso que demanda gasto de energía por parte de la bacteria para la absorción del MP, en el mejor de los casos descrito, mediante las metalotioneínas, proteínas ricas en cisteína, que facilitan la bioacumulación del metal dentro de la célula. La bioprecipitación implica la conversión de los MPs libres en complejos insolubles, mediante procesos reductivos u oxidativos para reducir la biodisponibilidad y toxicidad (Wrobel et al., 2023). Otros autores describen en los microorganismos tres rutas para la transformación biológica para los MPs, la ruta que implica la quelación del MP, la ruta de la reducción u oxidación, y la ruta de la metilación (Ding et al., 2024). En el tema de los contaminantes tipo herbicidas, se ha reportado que *Bacillus* spp. puede degradar varios de estos compuestos como el clorpirifós, el tributil fosfato, el malatión y el glifosato; este último es uno de los herbicidas más utilizados en la agricultura, y en el cual se reporta con notables efectos dañinos a los ecosistemas y al ser humano (Hernández-Ruiz et al., 2016; Viveros-Aguilar et al., 2024). También se ha reportado que mediante co-inoculación de dos bacterias, *Chenggangzhangella methanolivorans* y *Arthrobacter* sp. en suelos contaminados con los herbicidas clorimuron-etyl y atrazine, estas bacterias en asociación tienen mayor efecto biorremediador y ayudan en la recomposición de la microbiota nativa (Wang et al., 2018).

Las bacterias también son capaces de disminuir las concentraciones de hidrocarburos por medio de reacciones físico-químicas, por medio de peroxidasas y oxidasas permitiendo su oxidación y posterior fraccionamiento, esto los hace susceptibles a ataques secundarios transformando sus componentes orgánicos en CO₂, H₂O y humus (Balderas-León & Sánchez-Yáñez, 2015; Vizúete-García et al., 2021). Durante este proceso, las bacterias utilizan al hidrocarburo como sustrato, y para esto deben disponer de las cantidades necesarias de nitrógeno, fósforo, carbono e hidrogeno (Solanas, 2009). Bacterias de los géneros *Alcaligenes*, *Alteromonas*, *Burkholderia*, *Bacillus*, *Pseudomonas*, y especialmente *Alcanivorax*, *Marinobacter*, *Thalassolituus*, *Cycloclasticus*, y *Oleispira*, son reconocidas por su habilidad específica para degradar hidrocarburos (Dell' Anno et al., 2021). *B. thuringiensis* con buen desempeño en la degradación de petróleo "Diesel II" en concentraciones de 1.5%, 3% y 4.5% de petróleo (Patiño-Hermoza et al., 2021). En consorcio, *Enterobacter* spp., *Bacillus* spp., *Arthrobacter*

Balderas-León & Sánchez-Yáñez, 2015; Vizúete-García et al., 2021). During this process, bacteria use the hydrocarbon as a substrate and to do so, they must have the necessary amounts of nitrogen, phosphorus, carbon, and hydrogen (Solanas, 2009).

Bacteria from the genera *Alcaligenes*, *Alteromonas*, *Burkholderia*, *Bacillus*, *Pseudomonas*, and especially *Alcanivorax*, *Marinobacter*, *Thalassolituus*, *Cycloclasticus*, and *Oleispira* are recognized for their specific ability to degrade hydrocarbons (Dell' Anno et al., 2021). *B. thuringiensis* has performed well in the degradation of "Diesel II" oil at concentrations of 1.5%, 3%, and 4.5% of oil (Patiño-Hermoza et al., 2021). In consortia, *Enterobacter* spp., *Bacillus* spp., *Arthrobacter* spp., *Flavobacterium* spp., *Staphylococcus aureus*, and *Sanguibacter soli* are capable of degrading a variety of hydrocarbons present in soil contaminated with diesel, through natural attenuation and bioaugmentation (Arrieta-Ramírez et al., 2012). In the group of persistent organic pollutants (POPs), polychlorinated biphenyls, for bioremediation purposes, *Bacillus mascerans*, *Bacillus lentus*, and *Bacillus thuringiensis* have been tested with favorable results (Benavides-Lopez et al., 2006).

CONCLUSIONS

The importance of *Bacillus* in scientific literature related to the biocontrol of phytopathogens has shown remarkable growth over the last two decades, surpassing other bacterial and fungal biocontrol agents, accounting for 37.7% of publications. This highlights *Bacillus* as a microorganism that continues to play a central role in research aimed at addressing phytopathological problems.

Its relevance in phytopathogen biocontrol lies in its diverse mechanisms for pathogen inhibition, as well as its ability to compete for nutrients and space, effectively reducing competing microorganisms. The applicability of *Bacillus* in biocontrol is further enhanced by its ability to establish consortia across phylogenetic scales, including intra-species, inter-species, inter-genera, and even inter-kingdom consortia involving fungi, archaea, and eubacteria. The biotechnological potential of *Bacillus* expands with its capacity to detoxify and degrade xenobiotics in contaminated sites or materials. Advances in genomics and omics sciences have significantly supported scientific progress and biotechnological development in this field, particularly in phytopathogen biocontrol and bioremediation.

In the coming decades, the increasing sophistication of bioinformatics, combined with the vast potential of artificial intelligence (AI), is expected to enable the development of scalable and efficient biotechnological protocols and tools. These innovations are anticipated to gradually reduce the reliance on pesticides and other agrochemicals, such as fertilizers and herbicides, that pose environmental toxicity risks.

spp. *Flavobacterium* spp., *Staphylococcus aureus* y *Sanguibacter soli* son capaces de degradar una variedad de hidrocarburos presentes en suelo contaminado con diesel, por medio de atenuación natural y bioestimulación (Arrieta-Ramírez et al., 2012). En el grupo de los contaminantes orgánicos persistentes (COP), los Bifenilos policlorados, con propósitos de biorremediación se han probado con resultados favorables *Bacillus mascerans*, *Bacillus lentus* y *Bacillus thuringiensis* (Benavides-Lopez et al., 2006).

CONCLUSIONES

La importancia de *Bacillus* por su métrica en la literatura científica en el tema de biocontrol de fitopatógenos muestra una efervescencia notable en las últimas dos décadas rebasando con mucho a otros agentes de biocontrol bacterias y hongos, abarcando el 37.7 % de las publicaciones, lo que sugiere que este es el microorganismo que es y seguirá figurando como uno de los más utilizados para investigaciones aplicadas a combatir problemas de fitopatología. Su relevancia en el biocontrol de fitopatógenos radica en las diferentes formas en que pueden desplegar mecanismos de inhibición de los patógenos y en la forma de ganar nutrientes y espacio para hacer disminuir a los microorganismos competidores. Su aplicabilidad en el biocontrol de patógenos se refuerza porque estas especies de bacterias pueden establecer muy bien consorcios en la escala filogenética, esto es, consorcios bacterianos intraespecie, interespecie, intergénero, e incluso inter reinos de la vida donde se incluye a Fungi, Archae y Eubacteria. Las posibilidades biotecnológicas con las bacterias *Bacillus* se amplía en función de las capacidades de estos microorganismos para detoxificar y degradar xenobióticos en sitios o materiales contaminados. La genómica y en general las ciencias ómicas vienen apoyando de sobremana el avance científico y el desarrollo biotecnológico en este campo del biocontrol de fitopatógenos y biorremediación, y sin duda en las próximas décadas, con la tecnología cada vez mas desarrollada de la bioinformática en conjunto con las enormes posibilidades de la inteligencia artificial (IA), se confeccionarán protocolos y herramientas biotecnológicas con mayor escalabilidad y eficiencia, disminuyendo paulatinamente el uso de los plaguicidas y todo componente agroquímico, llámese fertilizante o herbicida con sello de toxicidad hacia el ambiente.

REFERENCIAS

- Aguado-Santacruz, G. A., Moreno-Gómez, B., Jiménez-Franco, B., García-Moya, E., & Preciado-Ortiz, E. (2012). Impact of the microbial siderophores and phytosiderophores on the iron assimilation by plants: a synthesis. *Rev Fitotecnia Mexicana*, 35(1), 4.
- Ait Kaki, A., Kacem Chaouche, N., Dehimat, L., Milet, A., Youcef-Ali, M., Ongena, M., & Thonart, P. (2013, Dec). Biocontrol and Plant Growth Promotion Characterization of *Bacillus* Species Isolated from *Calendula officinalis* Rhizosphere. *Indian J Microbiol*, 53(4), 447-452. <https://doi.org/10.1007/s12088-013-0395-y>
- Akinrinlola, R. J., Yuen, G. Y., Drijber, R. A., & Adesemoye, A. O. (2018). Evaluation of *Bacillus* Strains for Plant Growth Promotion and Predictability of Efficacy by In Vitro Physiological Traits. *Int J Microbiol*, 2018, 5686874. <https://doi.org/10.1155/2018/5686874>
- Akram, W., Anjum, T., & Ali, B. (2016). Phenylacetic Acid Is ISR Determinant Produced by *Bacillus fortis* IAGS162, Which Involves Extensive Re-modulation in Metabolomics of Tomato to Protect against *Fusarium Wilt*. *Front Plant Sci*, 7, 498. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00498>
- Arrieta-Ramírez, O. A., Rivera-Rivera, A. P., Arias-Marín, L., & Cardona-Gallo, S. A. (2012). Bioremediation of soil with diesel Through the use of autochthonous microorganisms. *Rev. Gestión y Ambiente*, 15(1), 13.
- Bala, S., Garg, D., Thirumalesh, B. V., Sharma, M., Sridhar, K., Inbaraj, B. S., & Tripathi, M. (2022, Aug 19). Recent Strategies for Bioremediation of Emerging Pollutants: A Review for a Green and Sustainable Environment. *Toxics*, 10(8). <https://doi.org/10.3390/toxics10080484>
- Balderas-León, I., & Sánchez-Yáñez, J. (2015). Biorremediación of soil polluted by 75000 ppm of waste motor oil applying biostimulation and phytoremediation with *Sorghum vulgare* and *Bacillus cereus* or *Burkholderia cepacia*. *J of the Selva Andina Research Society*, 6(1), 9.
- Benavides-Lopez, D. M., J., Quintero, G., Guevara, V., & Miranda-García, J. (2006). Bioremediation of contaminated soils with hydrocarbons derived from petroleum. *NOVA Publ. Cient.*, 4(5), 8.
- Choudhary, D. K., & Johri, B. N. (2009). Interactions of *Bacillus* spp. and plants--with special reference to induced systemic resistance (ISR). *Microbiol Res*, 164(5), 493-513. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2008.08.007>
- Choudhary, D. K., Prakash, A., & Johri, B. N. (2007, Dec). Induced systemic resistance (ISR) in plants: mechanism of action. *Indian J Microbiol*, 47(4), 289-297. <https://doi.org/10.1007/s12088-007-0054-2>
- Curie, C., & Briat, J. F. (2003). Iron transport and signaling in plants. *Annu Rev Plant Biol*, 54, 183-206. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.54.031902.135018>
- De la Cruz-Rodriguez, Y., Adrian-Lopez, J., Martinez-Lopez, J., Neri-Marquez, B. I., Garcia-Pineda, E., Alvarado-Gutierrez, A., & Fraire-Velazquez, S. (2023, Jun 15). Biosynthetic Gene Clusters in Sequenced Genomes of Four Contrasting Rhizobacteria in Phytopathogen Inhibition and Interaction with *Capsicum annuum* Roots. *Microbiol Spectr*, 11(3), e0307222. <https://doi.org/10.1128/spectrum.03072-22>

- de Oliveira-Paiva, C. A., Bini, D., de Sousa, S. M., Ribeiro, V. P., Dos Santos, F. C., de Paula Lana, U. G., de Souza, F. F., Gomes, E. A., & Marriel, I. E. (2024). Inoculation with *Bacillus megaterium* CNPMS B119 and *Bacillus subtilis* CNPMS B2084 improve P-acquisition and maize yield in Brazil. *Front Microbiol*, *15*, 1426166. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2024.1426166>
- Dell' Anno, F., Rastelli, E., Sansone, C., Brunet, C., Ianora, A., & Dell' Anno, A. (2021, Aug 10). Bacteria, Fungi and Microalgae for the Bioremediation of Marine Sediments Contaminated by Petroleum Hydrocarbons in the Omics Era. *Microorganisms*, *9*(8). <https://doi.org/10.3390/microorganisms9081695>
- Dhanalakshmi, V., & Rajendhran, J. (2024, Nov 7). Whole-Genome Sequencing And Characterization Of Two *Bacillus velezensis* Strains from Termitarium and A Comprehensive Comparative Genomic Analysis of Biosynthetic Gene Clusters. *Curr Microbiol*, *81*(12), 449. <https://doi.org/10.1007/s00284-024-03965-6>
- Ding, C., Liu, W., & Chai, L. (2024, Oct 22). Advances in mechanism for the microbial transformation of heavy metals: implications for bioremediation strategies. *Chem Commun (Camb)*, *60*(85), 12315-12332. <https://doi.org/10.1039/d4cc03722g>
- Domenech J, & Gutierrez-Mañero. (2006). Combined application of the biological product LS213 with *Bacillus*, *Pseudomonas* or *Chryseobacterium* for growth promotion and biological control of soil-borne diseases in pepper and tomato. *Biocontrol*, *51*, 13.
- Dong, Q., Chang, Y., Goodwin, P. H., Liu, Q., Xu, W., Xia, M., Zhang, J., Sun, R., Xu, S., Wu, C., Wu, K., & Yang, L. (2024, Sep 18). Double-Wing Motif Protein is a Novel Biofilm Regulatory Factor of the Plant Disease Biocontrol Agent, *Bacillus subtilis*. *J Agric Food Chem*, *72*(37), 20273-20285. <https://doi.org/10.1021/acs.jafc.4c02192>
- Dragovoz, I. V., Korzh, Y. V., Leonova, N. O., Iliash, V. M., & Avdeeva, L. V. (2015, Nov-Dec). Influence of *Bacillus Amyloliquefaciens* Subsp. *Plantarum* Inv B-7404 Strain Exometabolites on Phenylalanine Ammonia-Lyase Activity in Winter Wheat Seedlings. *Ukr Biochem J*, *87*(6), 136-141. <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/27025068>
- Dutta, S., Rani, T. S., & Podile, A. R. (2013). Root exudate-induced alterations in *Bacillus cereus* cell wall contribute to root colonization and plant growth promotion. *PLoS One*, *8*(10), e78369. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0078369>
- Erturk Y, Ercisli S, & Cakmakci, R. (2012). Yield and growth response of strawberry to plant growth-promoting rhizobacteria inoculation. *J Plant Nutrition*, *35*(6), 9. <https://doi.org/https://doi.org/10.1080/01904167.2012.663437>
- Fazle Rabbee, M., & Baek, K. H. (2020, Oct 27). Antimicrobial Activities of Lipopeptides and Polyketides of *Bacillus velezensis* for Agricultural Applications. *Molecules*, *25*(21). <https://doi.org/10.3390/molecules25214973>
- Fraire-Mayorga, De la Cruz-Rodríguez Y, Alvarado-Gutiérrez A, Alvarado-Rodríguez M, & Fraire-Velázquez. (2020). Bacterias *Bacillus* sp. de suelo y de rizósfera en consorcio para el biocontrol de fitopatógenos de la raíz en *Capsicum annum* L. . *Investigación científica*, *14*(2), 10.
- Gebreslassie, S., Jida, M., Puente, M. L., Covacevich, F., & Belay, Z. (2024). Inoculation of Native Arbuscular Mycorrhizae and *Bacillus subtilis* Can Improve Growth in Vegetable Crops. *Int J Microbiol*, *2024*, 9226715. <https://doi.org/10.1155/2024/9226715>
- Glick, B. R. (2004). Bacterial ACC deaminase and the alleviation of plant stress. *Adv Appl Microbiol*, *56*, 291-312. [https://doi.org/10.1016/S0065-2164\(04\)56009-4](https://doi.org/10.1016/S0065-2164(04)56009-4)
- Gonzalez, D. J., Haste, N. M., Hollands, A., Fleming, T. C., Hamby, M., Pogliano, K., Nizet, V., & Dorresteijn, P. C. (2011, Sep). Microbial competition between *Bacillus subtilis* and *Staphylococcus aureus* monitored by imaging mass spectrometry. *Microbiology (Reading)*, *157*(Pt 9), 2485-2492. <https://doi.org/10.1099/mic.0.048736-0>
- Hernández-Caricio, Ramírez-V, Martínez-J, & Rosas-Murrieta. (2022). Los metales pesados en la historia de la humanidad, los efectos de la contaminación por metales pesados y los procesos biotecnológicos para su eliminación: el caso de *Bacillus* como bioherramienta para la recuperación de suelos. . *Alianzas y Tendencias BUAP*, *7*(27), 68.
- Hernández-Ruiz, G., Alvarez-Orozco, N., & Ríos-Osorio, L. (2016). Bioremediation of organophosphates by fungi and bacteria in agricultural soils. A systematic review. *Ciencia y Tecnología Agropecuaria*, *18*(1), 20. https://doi.org/http://dx.doi.org/10.21930/rcta.vol18_numero1_art:564
- Hu, H., Wang, C., Li, X., Tang, Y., Wang, Y., Chen, S., & Yan, S. (2018, Dec). RNA-Seq identification of candidate defense genes targeted by endophytic *Bacillus cereus*-mediated induced systemic resistance against *Meloidogyne incognita* in tomato. *Pest Manag Sci*, *74*(12), 2793-2805. <https://doi.org/10.1002/ps.5066>
- Huang, Y., Zhang, X., Xu, H., Zhang, F., Zhang, X., Yan, Y., He, L., & Liu, J. (2022, Jun). Isolation of lipopeptide antibiotics from *Bacillus siamensis*: a potential biocontrol agent for *Fusarium graminearum*. *Can J Microbiol*, *68*(6), 403-411. <https://doi.org/10.1139/cjm-2021-0312>
- Huertas C., & Guevara-Ocampo N. (2016). Identificación de bacterias del suelo resistentes al arsénico como candidatas en procesos de biorremediación. *Suelos Ecuatoriales*, *46*(1), 9.
- Hussain, N., Muccee, F., Hammad, M., Mohiuddin, F., Bunny, S. M., & Shahab, A. (2024, Mar 1). Molecular and metabolic characterization of petroleum

- hydrocarbons degrading *Bacillus cereus*. *Pol J Microbiol*, 73(1), 107-120. <https://doi.org/10.33073/pjm-2024-012>
- Jabnoun-Khiareddine, H., Ben Abdallah, R. A., & Daami-Remadi, M. (2024, Nov 30). Biocontrol potential of endophytic *Bacillus* spp. associated to wild Solanaceous species and their secondary metabolites against various potato (*Solanum tuberosum* L.) storage diseases. *Microb Pathog*, 107190. <https://doi.org/10.1016/j.micpath.2024.107190>
- Jain, A., & Bahadur Singh, H. (2012). Microbial consortium-mediated reprogramming of defence network in pea to enhance tolerance against *Sclerotinia sclerotiorum*. *Journal of Applied Microbiology*, 112(3), 537-550. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2672.2011.05220.x>
- Ji, C., Chen, Z., Kong, X., Xin, Z., Sun, F., Xing, J., Li, C., Li, K., Liang, Z., & Cao, H. (2022). Biocontrol and plant growth promotion by combined *Bacillus* spp. inoculation affecting pathogen and AMF communities in the wheat rhizosphere at low salt stress conditions. *Front Plant Sci*, 13, 1043171. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1043171>
- Karacic, V., Miljakovic, D., Marinkovic, J., Ignjatov, M., Milosevic, D., Tamindzic, G., & Ivanovic, M. (2024, Feb 24). *Bacillus* Species: Excellent Biocontrol Agents against Tomato Diseases. *Microorganisms*, 12(3). <https://doi.org/10.3390/microorganisms12030457>
- Kenfaoui, J., Dutilloy, E., Benchlih, S., Lahlali, R., Ait-Barka, E., & Esmael, Q. (2024, Aug 15). *Bacillus velezensis*: a versatile ally in the battle against phytopathogens-insights and prospects. *Appl Microbiol Biotechnol*, 108(1), 439. <https://doi.org/10.1007/s00253-024-13255-7>
- Kishorkumar, C., Harish, S., Karthikeyan, G., Sharmila, D. J. S., & Nivedha, M. (2024, Mar 6). Harnessing Nanoencapsulated *Bacillus* spp. Consortia To Combat Groundnut Bud Necrosis Orthospovirus in Tomato. *ACS Appl Mater Interfaces*, 16(9), 11185-11193. <https://doi.org/10.1021/acsami.3c16145>
- Kumar, K., & Jagadeesh, K. (2016). Microbial consortia-mediated plant defense against phytopathogens and growth benefits. *South Indian Journal of Biological Sci*, 2(4), 8.
- Lahari, Z., van Boerdonk, S., Omoboye, O. O., Reichelt, M., Hofte, M., Gershenzon, J., Gheysen, G., & Ullah, C. (2024, Jan). Strigolactone deficiency induces jasmonate, sugar and flavonoid phytoalexin accumulation enhancing rice defense against the blast fungus *Pyricularia oryzae*. *New Phytol*, 241(2), 827-844. <https://doi.org/10.1111/nph.19354>
- Landy, M., Warren, G. H., & et al. (1948, Apr). Bacillomycin; an antibiotic from *Bacillus subtilis* active against pathogenic fungi. *Proc Soc Exp Biol Med*, 67(4), 539-541. <https://doi.org/10.3181/00379727-67-16367>
- Lee, J., Kim, S., Jung, H., Koo, B. K., Han, J. A., & Lee, H. S. (2023). Exploiting bacterial genera as biocontrol agents: Mechanisms, interactions and applications in sustainable agriculture. *J Plant Pathol*, 66(6), 13. <https://doi.org/https://ui.adsabs.harvard.edu/abs/2023JPBio..66..485L>
- Lerner, C. G., Stephenson, B. T., & Switzer, R. L. (1987, May). Structure of the *Bacillus subtilis* pyrimidine biosynthetic (pyr) gene cluster. *J Bacteriol*, 169(5), 2202-2206. <https://doi.org/10.1128/jb.169.5.2202-2206.1987>
- Li, H., Zhao, S., Zhang, X., Yang, F., Feng, C., Huang, Y., Tang, X., Sun, P., & Wang, Y. (2024). Inoculation of *Bacillus velezensis* Bv-116 and its bio-organic fertilizer serve as an environmental friendly biocontrol strategy against cucumber Fusarium wilt. *Front Plant Sci*, 15, 1467265. <https://doi.org/10.3389/fpls.2024.1467265>
- Lyng, M., Jorgensen, J. P. B., Schostag, M. D., Jarmusch, S. A., Aguilar, D. K. C., Lozano-Andrade, C. N., & Kovacs, A. T. (2024, Jan 8). Competition for iron shapes metabolic antagonism between *Bacillus subtilis* and *Pseudomonas marginalis*. *ISME J*, 18(1). <https://doi.org/10.1093/ismej/wrad001>
- Maheshwari, D. K., Dubey, R. C., Agarwal, M., Dheeman, S., Aeron, A., & Bajpai, V. K. (2015, 2015/08/01/). Carrier based formulations of biocoenotic consortia of disease suppressive *Pseudomonas aeruginosa* KRPI and *Bacillus licheniformis* KRB1. *Ecological engineering*, 81, 272-277. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2015.04.066>
- Massucato, L. R., Almeida, S. R. A., Silva, M. B., Mosela, M., Zeffa, D. M., Nogueira, A. F., de Lima Filho, R. B., Mian, S., Higashi, A. Y., Teixeira, G. M., Shimizu, G. D., Giacomini, R. M., Fendrich, R. C., Faria, M. V., Scapim, C. A., & Goncalves, L. S. A. (2022, Jul 12). Efficiency of Combining Strains Ag87 (*Bacillus megaterium*) and Ag94 (*Lysinibacillus* sp.) as Phosphate Solubilizers and Growth Promoters in Maize. *Microorganisms*, 10(7). <https://doi.org/10.3390/microorganisms10071401>
- McSpadden Gardener, B. B., & Driks, A. (2004, Nov). Overview of the Nature and Application of Biocontrol Microbes: *Bacillus* spp. *Phytopathology*, 94(11), 1244. <https://doi.org/10.1094/PHYTO.2004.94.11.1244>
- Nalli, Y., Singh, S., Gajjar, A., Mahizhaveri, B., Dusthacker, V. N. A., & Shinde, P. B. (2023, Feb 16). Bacillibactin class siderophores produced by the endophyte *Bacillus subtilis* NPROOT3 as antimycobacterial agents. *Lett Appl Microbiol*, 76(2). <https://doi.org/10.1093/lambio/ovac026>
- Oliveira, D. F., Santos Junior, H. M., Nunes, A. S., Campos, V. P., Pinho, R. S., & Gajo, G. C. (2014, Jun). Purification and identification of metabolites produced by *Bacillus cereus* and *B. subtilis* active against

- Meloidogyne exigua, and their in silico interaction with a putative phosphoribosyltransferase from *M. incognita*. *An Acad Bras Cienc*, 86(2), 525-538. <https://doi.org/10.1590/0001-3765201402412>
- Othoum, G., Bougouffa, S., Razali, R., Bokhari, A., Alamoudi, S., Antunes, A., Gao, X., Hoehndorf, R., Arold, S. T., Gojobori, T., Hirt, H., Mijakovic, I., Bajic, V. B., Lafi, F. F., & Essack, M. (2018, May 22). In silico exploration of Red Sea *Bacillus* genomes for natural product biosynthetic gene clusters. *BMC Genomics*, 19(1), 382. <https://doi.org/10.1186/s12864-018-4796-5>
- Palmieri, D., & Lima, G. (2017, 2017/03/01). A microbial consortium in the rhizosphere as a new biocontrol approach against fusarium decline of chickpea. *Plant and Soil*, 412(1), 425-439. <https://doi.org/10.1007/s11104-016-3080-1>
- Patiño-Hermeza, O., Robles-Castillo, H., & León-Mendoza, L. (2021). Biodegradation of petroleum by *Bacillus thuringiensis* as alternative for recuperation of agriculture soils. *Arnaldoa*, 28(2), 9. <https://doi.org/http://doi.org/10.22497/arnaldoa.282.28205>
- Prigigallo, M. I., & Bubici, G. (2022). Designing a synthetic microbial community devoted to biological control: The case study of *Fusarium* wilt of banana. *Front Microbiol*, 13, 967885. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.967885>
- Santhosh, C. R., Mahadevakumar, S., Nuthan, B. R., Bharatha, M., Parashiva, J., Mahesh, M., Chandranayaka, S., & Satish, S. (2024, Nov-Dec). Multifaceted growth promotion and biocontrol of *Agroathelia rolfsii* and induction of defense mechanism by *Bacillus amyloliquefaciens* SS-CR10 on chilli. *Physiol Plant*, 176(6), e14627. <https://doi.org/10.1111/ppl.14627>
- Saranya K, & V, K. (2020). *Total Petroleum Hydrocarbons. Environmental Fate, Toxicity, and Remediation* (1 ed.). Springer Cham. <https://doi.org/https://doi.org/10.1007/978-3-030-24035-6>
- Shahid, M., Singh, U. B., Khan, M. S., Singh, P., Kumar, R., Singh, R. N., Kumar, A., & Singh, H. V. (2023). Bacterial ACC deaminase: Insights into enzymology, biochemistry, genetics, and potential role in amelioration of environmental stress in crop plants. *Front Microbiol*, 14, 1132770. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2023.1132770>
- Sharma, P., Kumar, S., & Pandey, A. (2021). Bioremediated techniques for remediation of metal pollutants using metagenomics approaches: A review. *J of environmental Chemical Engineering*, 9(4). <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.jece.2021.105684>
- Shen, Y., Yang, H., Lin, Z., Chu, L., Pan, X., Wang, Y., Liu, W., Jin, P., & Miao, W. (2023). Screening of compound-formulated *Bacillus* and its effect on plant growth promotion. *Front Plant Sci*, 14, 1174583. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1174583>
- Shylla, L., Barik, S. K., & Joshi, S. R. (2021, Jul). Characterization and bioremediation potential of native heavy-metal tolerant bacteria isolated from rat-hole coal mine environment. *Arch Microbiol*, 203(5), 2379-2392. <https://doi.org/10.1007/s00203-021-02218-5>
- Solanas, A. M. (2009). La biodegradación de hidrocarburos y su aplicación en la biorremediación de suelos. *Estudios en la Zona no Saturada del Suelo*, IX, 8.
- Song, L., Nielsen, L. J. D., Xu, X., Mohite, O. S., Nuhamunada, M., Xu, Z., Murphy, R., Bodawatta, K., Poulsen, M., Abdulla, M. H., Sonnenschein, E. C., Weber, T., & Kovacs, A. T. (2024, Nov 21). Expanding the genome information on *Bacillales* for biosynthetic gene cluster discovery. *Sci Data*, 11(1), 1267. <https://doi.org/10.1038/s41597-024-04118-x>
- Su, L., Zhang, J., Fan, J., Li, D., Zhao, M., Wang, Y., Pan, H., Zhao, L., & Zhang, X. (2024, Sep 11). Antagonistic Mechanism Analysis of *Bacillus velezensis* JLU-1, a Biocontrol Agent of Rice Pathogen *Magnaporthe oryzae*. *J Agric Food Chem*, 72(36), 19657-19666. <https://doi.org/10.1021/acs.jafc.4c05353>
- Tan, A., Wang, H., Zhang, H., Zhang, L., Yao, H., & Chen, Z. (2024). Reduction of Cr(VI) by *Bacillus toyonensis* LBA36 and its effect on radish seedlings under Cr(VI) stress. *PeerJ*, 12, e18001. <https://doi.org/10.7717/peerj.18001>
- Tian, Y., Zhong, F., Shang, N., Yu, H., Mao, D., & Huang, X. (2024, Jul). Maize Root Exudates Promote *Bacillus* sp. Za Detoxification of Diphenyl Ether Herbicides by Enhancing Colonization and Biofilm Formation. *Mol Plant Microbe Interact*, 37(7), 552-560. <https://doi.org/10.1094/MPMI-02-24-0020-R>
- Toledo-Hernández E., Santana-Flores A., Sánchez-Ayala A., & J., T.-J. (2020). Identification and isolation of heavy-metal tolerant and bioaccumulator bacteria obtained from El Fraile mine tailings, Mexico. *Terra Latinoamericana*, 38. <https://doi.org/10.28940/terra.v38i1.430>
- Viveros-Aguilar, O., Herrera-Alamillo, M., & Rodríguez-Zapata, L. (2024). *Bacillus*: microorganismos versátiles para la biorremediación del suelo. *Desde el Herbario CICY*, 16, 5. https://doi.org/http://www.cicy.mx/sitios/desde_herbario/
- Vizuet-García, R., Pascual-Barrera, A., & Morales-Padilla, M. (2021). Biorremediación en suelos contaminados con hidrocarburos en Colombia. *Rev. Lasallista de Investigación*, 17(1), 10. <https://doi.org/https://doi.org/10.22507/rli.v17n1a19>
- Wang, J., Li, X., Li, X., Wang, H., Su, Z., Wang, X., & Zhang, H. (2018). Dynamic changes in microbial communities during the bioremediation of herbicide (chlorimuron-ethyl and atrazine) contaminated soils by combined degrading bacteria. *PLoS One*, 13(4),

e0194753.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0194753>

- Woo, J. M., Kim, H. S., Lee, I. K., Byeon, E. J., Chang, W. J., & Lee, Y. S. (2024, Aug). Potentiality of Beneficial Microbe *Bacillus siamensis* GP-P8 for the Suppression of Anthracnose Pathogens and Pepper Plant Growth Promotion. *Plant Pathol J*, 40(4), 346-357. <https://doi.org/10.5423/PPJ.OA.01.2024.0022>
- Wrobel, M., Sliwakowski, W., Kowalczyk, P., Kramkowski, K., & Dobrzynski, J. (2023, Mar 11). Bioremediation of Heavy Metals by the Genus *Bacillus*. *Int J Environ Res Public Health*, 20(6). <https://doi.org/10.3390/ijerph20064964>
- Yadav, U., Anand, V., Kumar, S., Verma, I., Anshu, A., Pandey, I. A., Kumar, M., Behera, S. K., Srivastava, S., & Singh, P. C. (2024, Mar 1). *Bacillus subtilis* NBRI-W9 simultaneously activates SAR and ISR against *Fusarium chlamydosporum* NBRI-FOL7 to increase wilt resistance in tomato. *J Appl Microbiol*, 135(3). <https://doi.org/10.1093/jambio/txae013>
- Yang, P., Yuan, P., Liu, W., Zhao, Z., Bernier, M. C., Zhang, C., Adhikari, A., Opiyo, S. O., Zhao, L., Banks, F., & Xia, Y. (2024, Feb 28). Plant Growth Promotion and Plant Disease Suppression Induced by *Bacillus amyloliquefaciens* Strain GD4a. *Plants (Basel)*, 13(5). <https://doi.org/10.3390/plants13050672>
- Ye, Q., Zhong, Z., Chao, S., Liu, L., Chen, M., Feng, X., & Wu, H. (2023, Nov 24). Antifungal Effect of *Bacillus velezensis* ZN-S10 against Plant Pathogen *Colletotrichum changpingense* and Its Inhibition Mechanism. *Int J Mol Sci*, 24(23). <https://doi.org/10.3390/ijms242316694>
- Yin, S., Zhang, X., Yin, H., & Zhang, X. (2022, May). Current knowledge on molecular mechanisms of microorganism-mediated bioremediation for arsenic contamination: A review. *Microbiol Res*, 258, 126990. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2022.126990>
- Zhang, L., Liu, Z., Pu, Y., Zhang, B., Wang, B., Xing, L., Li, Y., Zhang, Y., Gu, R., Jia, F., Li, C., & Liu, N. (2024, Aug 15). Antagonistic Strain *Bacillus velezensis* JZ Mediates the Biocontrol of *Bacillus altitudinis* m-1, a Cause of Leaf Spot Disease in Strawberry. *Int J Mol Sci*, 25(16). <https://doi.org/10.3390/ijms25168872>
- Zhang, M., Li, X., Pan, Y., Qi, D., Zhou, D., Chen, Y., Feng, J., Wei, Y., Zhao, Y., Li, K., Wang, W., Zhang, L., & Xie, J. (2024, Jun). Biocontrol mechanism of *Bacillus siamensis* sp. QN(2)MO-1 against tomato fusarium wilt disease during fruit postharvest and planting. *Microbiol Res*, 283, 127694. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2024.127694>