



Scientia Agropecuaria

Web page: <http://revistas.unitru.edu.pe/index.php/scientiaagrop>

Facultad de Ciencias
Agropecuarias

Universidad Nacional de
Trujillo

REVIEW



A review about biocontrollers of *Phytophthora capsici* and its impact on *Capsicum* plants: A perspective from outside to inside the plant

Una revisión sobre biocontroladores de *Phytophthora capsici* y su impacto en plantas de *Capsicum*: Una perspectiva desde el exterior al interior de la planta

Edwin Quispe-Quispe¹ ; Anthony A. Moreira-Morrillo¹ ; Felipe R. Garcés-Fiallos^{1*} 

¹ Laboratory of Phytopathology, Faculty of Agronomic Engineering, Technical University of Manabí, Experimental Campus La Teodomira, km 13.5, Santa Ana, Manabí, Ecuador.

* Corresponding author: felipe.garces@utm.edu.ec (F. R. Garcés-Fiallos).

Received: 6 July 2022. Accepted: 6 September 2022. Published: 21 September 2022.

Abstract

Phytophthora capsici is an oomycete that causes various symptoms, such as root, neck, stem, fruit rot, and leaf blight, in different plant species, including the genus *Capsicum*. One of the tools to counteract this biotic problem, which may be more profitable and respectful to the environment in the long term, is using biocontrollers such as *Bacillus*, *Pseudomonas*, *Streptomyces* (bacteria), and *Trichoderma* (fungus). It seems that each of these microorganisms has different mechanisms that allow them to inhibit and reduce the growth of *P. capsici*, negatively affecting the development of sporangia, germination and motility of zoospores, and expansion of germ tube. Although this direct biocontrol action on the phytopathogen correlates with the reduction of symptoms in *Capsicum* plants or other plant species, this would also involve the activation of defense responses in plants against *P. capsici* induced by microorganisms. The activity of several enzymes related to the isoflavonoid pathways and reactive oxygen species, as well as the expression of different genes that encode proteins related to pathogenesis and other proteins that can activate the jasmonic acid, salicylic acid, or ethylene signaling pathways. Despite the few existing works related to the biochemical and molecular interaction of *Capsicum*–*P. capsici*–biocontroller, in this review, we outlined and elucidated the possible effects and metabolic pathways related to this tripartite pathosystem.

Keywords: chili pepper; pepper; biostimulants; biologic control; resistance induction.

Resumen

Phytophthora capsici es un oomiceto que causa diversos síntomas como pudrición de raíz, cuello, tallo y fruto, y tizón foliar en diversas especies vegetales que incluye el género *Capsicum*. Una de las herramientas para contrarrestar este problema biótico, y que tal vez sea más rentable y respetuosa con el medio ambiente a largo plazo, es el uso de biocontroladores como *Bacillus*, *Pseudomonas*, *Streptomyces* (bacterias) y *Trichoderma* (hongo). Parece que cada uno de estos microorganismos poseen diferentes mecanismos que les permiten inhibir y reducir el crecimiento de *P. capsici*, afectando negativamente su desarrollo de esporangios, germinación y motilidad de zoosporas, y crecimiento del tubo germinativo. Aunque parecería que esta acción biocontroladora directa sobre el fitopatógeno está correlacionada con la reducción de síntomas en plantas de *Capsicum* u otras especies vegetales, que también involucraría la activación de respuestas de defensa en plantas contra *P. capsici* inducidas por los microorganismos. Estos pueden estimular en plantas infectadas o no con *P. capsici*, la actividad de varias enzimas relacionadas a las vías de isoflavonoides y especies reactivas de oxígeno, así como la expresión de diferentes genes que codifican proteínas relacionadas con la patogénesis, y otras proteínas que pueden activar las vías de señalización del ácido jasmónico, ácido salicílico o etileno. A pesar de los pocos trabajos existentes relacionados con la interacción bioquímica y molecular de *Capsicum*–*P. capsici*–biocontrolador, en esta revisión se ha esquematizado y elucidado los posibles efectos y rutas metabólicas relacionadas a ese sistema vegetal tripartito.

Palabras clave: ají; pimiento; bioestimulantes; control biológico; inducción de resistencia.

DOI: <https://doi.org/10.17268/sci.agropecu.2022.025>

Cite this article:

Quispe-Quispe, E., Moreira-Morrillo, A. A., & Garcés-Fiallos, F. R. (2022). Una revisión sobre biocontroladores de *Phytophthora capsici* y su impacto en plantas de *Capsicum*: Una perspectiva desde el exterior al interior de la planta. *Scientia Agropecuaria*, 13(3), 275-289.

1. Introducción

Phytophthora capsici Leonian es un oomiceto reportado por primera vez por Leonian (1922) en plantas de pimiento (*Capsicum annum*), que puede causar diversas enfermedades como pudrición de raíz, cuello, tallo y fruto, y tizón foliar en diferentes especies de *Capsicum*, y diversas Cucurbitáceas, Solanáceas (Lamour et al., 2012; Reis et al., 2018; Saltos et al., 2021; 2022), Fabáceas y Rosáceas, totalizando 49 familias botánicas (Lamour et al., 2012; Barboza et al., 2017; Reis et al., 2018; Abeysekara et al., 2019). La alta dispersión policíclica del fitopatógeno (*P. capsici* completa más de un ciclo de vida en tejidos aéreos como hojas y frutos), y la reducida disponibilidad de genotipos resistentes y diversidad de oomiceticidas (fungicidas) efectivos, hacen que el oomiceto sea considerado uno de los fitopatógenos transmitidos por el suelo más destructivos a nivel mundial (Moreira-Morrillo et al., 2022).

El control de las enfermedades causadas por *P. capsici* no solo en hortalizas, generalmente es realizado mediante la aplicación de oomiceticidas (Saltos et al., 2022). Estos insumos generan efectos negativos al ecosistema como persistencia ambiental de residuos tóxicos y contaminación al suelo y agua, e incluso su uso indebido o excesivo puede inducir reducción de sensibilidad en el oomiceto a las distintas moléculas comerciales (Chemeltori et al., 2017; Izzeddin & Medina, 2011). Por otro lado, actualmente el aumento constante de la población mundial y los daños producidos por el cambio climático, hacen que necesitemos obtener rendimientos altos y de calidad, pero mediante el uso de estrategias sostenibles y eficientes (Poveda, 2021). A fin de reducir el uso de moléculas sintéticas en el control de enfermedades causadas por *P. capsici*, es necesario usar otras alternativas que generen y promuevan la sustentabilidad ecológica, como la aplicación de microorganismos *i.e.* *Bacillus* sp., *Pseudomonas* spp., *Streptomyces* spp., *Trichoderma* spp., entre otros (Chemeltori et al., 2017; Shafi, et al., 2017; Zohara et al., 2016; Lahlali et al., 2022). Parece ser que muchos de estos microorganismos que también controlan insectos plaga, tanto directa como indirectamente (Poveda, 2021; Dimkić et al., 2022), representan la mayoría de la microbiota encontrada e identificada en la rizósfera, y comúnmente utilizados en el control biológico de enfermedades causadas principalmente por fitopatógenos (Lahlali et al., 2022).

El uso de microorganismos benéficos como biocontroladores podría ser una buena alternativa para producir ají o pimiento de forma más ecológica y económica. El antagonismo directo de enfermedades potenciales a través de la producción de biopesticidas es una de las características de los microorganismos que contribuyen a la salud de las plantas (Jayaraman et al., 2021; Lahlali et al., 2022). Es conocido que los biocontroladores generan un aumento en la germinación de semillas, longitud y masa de raíces, y brotes en plantas de *Capsicum* y otros géneros (Lee et al., 2008; Tančić-Živanov, 2020; Zhang et al., 2016). Otro de los efectos producidos por estos microorganismos o algunos de sus compuestos o moléculas en varias especies vegetales, es la inducción de resistencia. Normalmente *P. capsici* infecta, coloniza y se reproduce

de forma rápida y eficiente en tejidos de huéspedes susceptibles de *Capsicum* (mayoría de genotipos comerciales), pero contrariamente en genotipos resistentes estos procesos son retrasados o no suceden debido una respuesta de defensa física, bioquímica y molecular contra *P. capsici* (Gaibor-Vaca et al., 2022).

Muchos de los mecanismos de defensa también podrían ser activados por la aplicación de biocontroladores en genotipos susceptibles (Pieterse et al., 2014). Por ejemplo, algunos volátiles microbianos emitidos por diferentes microorganismos en la rizósfera aparte de correlacionarse con volátiles emitidos por plantas actúan como moléculas de señalización que desencadenan vías metabólicas y reguladores transcripcionales (Thankappan et al., 2022). De la misma manera, *Bacillus* y otros microorganismos pueden activar positivamente la vía de inmunidad desencadenada por patrones moleculares asociados a patógenos en *Arabidopsis thaliana* (Zhang et al., 2022). Así, en la presente revisión se ha abordado no solo una descripción general actualizada de la actividad antimicrobiana de *Bacillus*, *Pseudomonas*, *Streptomyces* y *Trichoderma* asociados a plantas principalmente de *Capsicum*, y que están involucradas en la supresión de enfermedades causadas por *P. capsici*, sino también lo referente a la interacción entre estos agentes biocontroladores y *P. capsici* en plantas de *Capsicum*, tanto a nivel bioquímico como molecular.

2. *Phytophthora capsici*

Descripción del patógeno

Phytophthora capsici pertenece al Reino Cromista (Stramenipila), Phylum Oomycota, Clase Peronosporae, Orden Peronosporales y Familia Peronosporaceae (Figura 1; Roskov et al., 2016; Amrani & Abdel-Azeem, 2018). Este microorganismo que crece en medio de cultivo (Figura 1A), posee micelio cenocítico, es una especie heterotálica, y tiene dos tipos de apareamiento (designados A1 y A2), pero que requieren de ambos tipos en las proximidades para que ocurra el coito (Lamour et al., 2012). Siendo así, *P. capsici* produce un gametangio masculino (anteriorio) y otro femenino (oogonio), que después de entrar en contacto se produce la meiosis, seguido de la plasmogamia y la cariogamia resultando en la formación de oosporas (Figura 1B; esporas sexuales). Estas estructuras varían entre 15 y 40 μm , y pueden germinar después de un período de reposo (Erwin & Ribeiro, 1996). En condiciones ambientales favorables, *P. capsici* a menudo produce cantidades masivas de esporangios en la superficie del tejido infectado (Lamour et al. 2012), pero estas también pueden ser inducidas en condiciones *in vitro* en medio de cultivo Agar V8 (Figura 1C). Dichas estructuras pueden ser ovoides, elipsoides y papilados, conteniendo zoosporas reniformes y biflageladas en su interior (Jung et al., 2003), las mismas que son liberadas rápidamente, aisladas o agrupadas, cuando están sujetas a choques térmicos (Ortiz & Camargo, 2005). El oomiceto rara vez produce clamidosporas (esporas de resistencia), siendo estas tanto intercalares (formados entre hifas) como terminales (al final de la hifa) con un tamaño que varía entre 20,0 y 27,5 μm de diámetro (Islam et al., 2005).

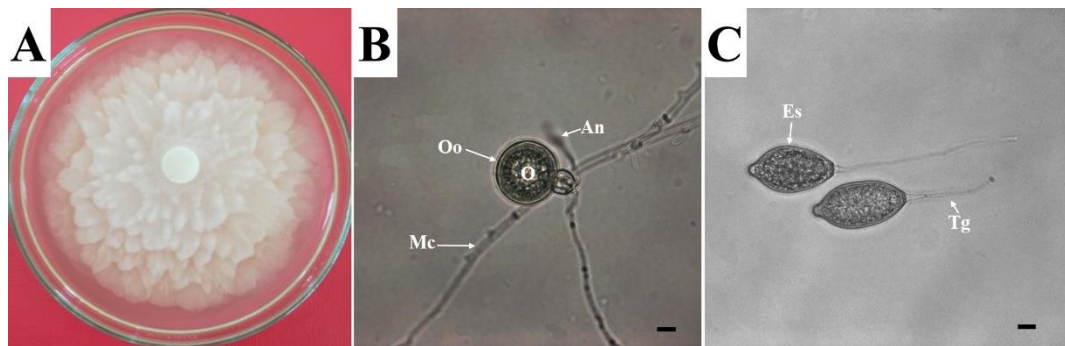


Figura 1. Características de *Phytophthora capsici*. A) Crecimiento del oomiceto sobre una caja de Petri conteniendo medio de cultivo. B) Micelio cenocítico (Mc), y anteridio (An); gametangio masculino (Oo); gametangio femenino (O) y oospora (O; espora sexual). C) Esporangio (Es) produciendo tubo germinativo (Tg). Barras (A-B): 10 µm. (Imágenes cedidas por Ailton Reis).

Síntomas asociados a *Phytophthora capsici* en ajíes y pimientos

P. capsici puede causar (Figura 2) desde pudrición de semillas hasta tizón foliar, y en pre y post-emergencia produce pudrición y marchitamiento en plántulas (damping-off), pudiendo incluso observarse un micelio blanquecino en hipocótilos (Gevens et al., 2011). En la fase de crecimiento, las plántulas pueden mostrar pudrición de raíz y de cuello (Figura 2A), marchitez (Figura 2B-C), enanismo, formación de canchales y tizón foliar (Figura 2D; Quesada-Ocampo, 2010; Granke et al., 2012; Saltos et al., 2021; 2022). En plantas adultas puede observarse marchitez (Figura 2E), y principalmente pudrición en raíces, tallos y frutos (Figura 2F; Gevens et al., 2011; Lamour et al. 2012; Moreira-Morrillo et al., 2022). En este último tejido se genera una reducción en su calidad y cantidad.

Otros síntomas producidos por *P. capsici* son amarillamiento y marchitez repentina de hojas, resultado de la colonización de tejidos por el patógeno (Ristaino & Johnston, 1999; Saltos et al., 2021; Moreira-Morrillo et al., 2022). *P. capsici* puede aparecer en cualquier etapa fenológica de la planta, y sus síntomas pueden variar según el órgano afectado, condiciones ambientales y la especie hospedante (Baysal et al., 2005). Sin embargo, una vez que el patógeno ingresa a la planta sea a través de heridas o aberturas naturales, los síntomas aparecen a los 5 o 7 días después de la infección (Lamour et al. 2012; Saltos et al., 2021). De forma general, los síntomas producidos por el oomiceto en hortalizas pueden ser semejantes entre sí, i.e. pudrición de raíces, hipocótilos y frutos, tizón foliar y marchitamiento (Gevens et al., 2011; Lamour et al. 2012; Saltos et al., 2021; 2022).

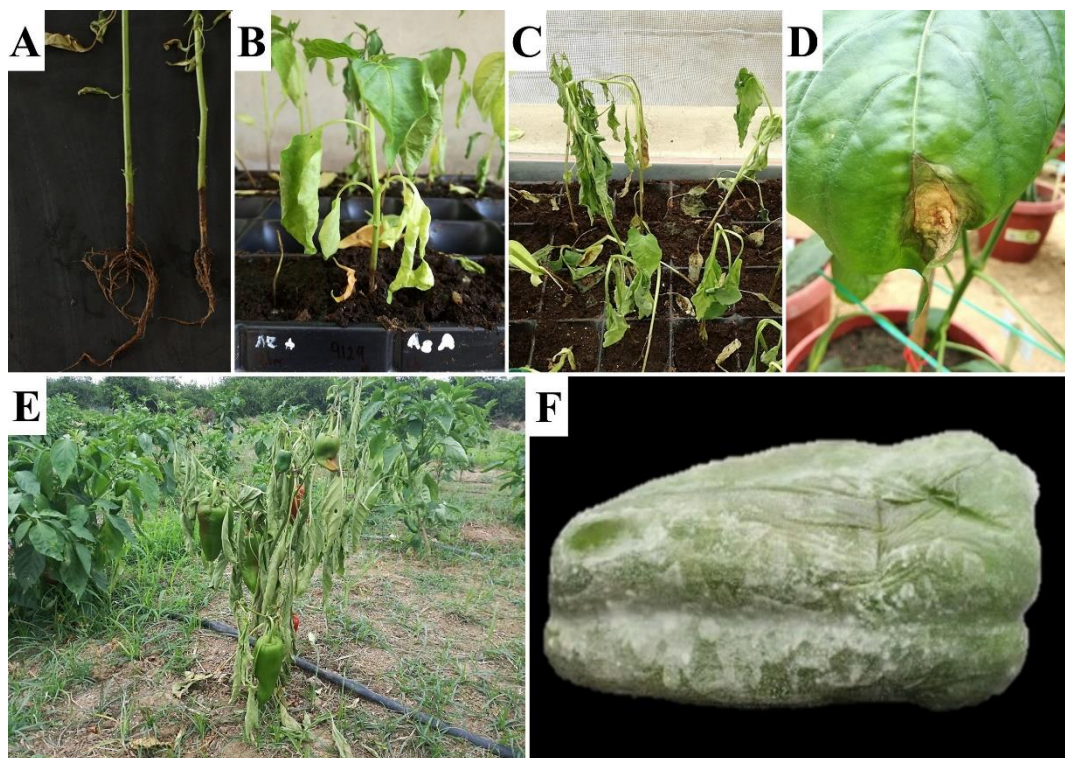


Figura 2. Síntomas producidos por *Phytophthora capsici* en plántulas y plantas adultas de pimienta (*Capsicum annuum*) en condiciones experimentales (A, B, C, D y F) y de campo (E). Pudrición de raíz y de cuello (A), marchitez tenue (B) e intensa (C) en plántulas. Tizón foliar (D) y marchitez (E) en plantas adultas en condiciones experimentales y de campo, respectivamente. Pudrición en frutos (F).

3. Uso indiscriminado de oomiceticidas

Existen una variedad de oomiceticidas disponibles en el mercado que pueden ser usados para manejar las diferentes enfermedades causadas por *P. capsici* (Tabla 1). Sin embargo, el uso de estas moléculas en hortalizas puede tornarse a largo plazo un problema, por ejemplo, ocasionar la pérdida de sensibilidad del patógeno a las moléculas comerciales disponibles en el mercado (Huallanca & Cadenas, 2014; Wang et al., 2018). De hecho, actualmente se conoce que el uso de Metalaxyl + mancozeb (7,50 g L⁻¹), Fluazinam (10 g L⁻¹) y SYP-14288 (5 g L⁻¹) en el manejo de *P. capsici* se está volviendo un problema, siendo necesario aumentar la dosis recomendada. Como resultado, existe evidencia de la presencia de mutaciones asociadas a fenotipos de este oomiceto resistentes a algunas moléculas (Tabla 1) (Pang et al., 2013; Miao et al., 2016; Wang et al., 2018).

4. Control biológico de enfermedades causadas por *Phytophthora capsici*

Como se comentó anteriormente, el uso creciente de pesticidas, junto con la contaminación del suelo y el agua, ha llevado a investigadores a buscar alternativas rentables y respetuosas con el medio ambiente para controlar enfermedades transmitidas por el suelo, que son muy difíciles de manejar y que limitan significativamente la producción agrícola a nivel mundial (Jayaraman et al., 2021). Así, los agentes de control biológico pueden ser herramientas viables en el manejo de enfermedades causadas por fitopatógenos vehiculados por el suelo (Diénez et al., 2015), e incluso de varios insectos plaga (Poveda, 2021; Dimkić et al., 2022). Entre los agentes de biocontrol más utilizados están algunas especies de *Bacillus*, *Pseudomonas*, *Streptomyces* y *Trichoderma*, representando también la mayoría de los microorganismos comúnmente encontrados en la rizósfera (Lahlali et al., 2022). Generalmente muchos de estos organismos actúan a través de diferentes modos de acción, como antibiosis, hiperparasitismo, degradación de las paredes celulares de los patógenos, competencia por nutrientes en la rizósfera, y su posterior colonización, depredación y resistencia inducida en plantas contra *P. capsici* (Pal, & Gardener, 2006; Köhl et al., 2019; Tomah et al., 2020; Jayaraman et al., 2021; Dimkić et al., 2022; Tyśkiewicz et al., 2022).

Otro punto importante con respecto al uso de microorganismos en plantas es el efecto ejercido por estos en la microbiota del suelo, así como en la de tejidos vegetales. En pimiento, se conoce que independientemente de la respuesta del genotipo (resistente o susceptible) y del tejido infectado o no por *P. capsici*, la microbiota localizada en hipocótilos no es afectada por el oomiceto (Garcés-Fiallos et al., 2022). Sin embargo, en un trabajo reciente realizado por Abbasi et al. (2021), analizando la respuesta de las comunidades bacterianas de la rizosfera en plantas de pimienta negra inoculadas con *P. capsici*, y posteriormente tratadas con el biocontrolador *Streptomyces*, parece que la modulación es distinta de la composición del bacterioma en plantas infectadas. Por ejemplo, los géneros *Devosia*, *Promicromonospora*, *Kribbella*, *Microbacterium*, *Amylcolatopsis* y *Pseudomonas* respondieron positivamente contra el oomiceto en la rizósfera. Además, las interacciones positivas encontradas al comparar perfiles de comunidades bacterianas entre tratamientos pueden a futuro permitir diseñar bioinoculantes sintéticos para resolver problemas agronómicos de manera ecológica.

Otro punto o término a tener en cuenta es la supresividad del suelo, o simplemente hablar de "suelos supresivos", término usado muy poco en idioma español. La supresión de enfermedades del suelo es la reducción de la incidencia de enfermedades transmitidas por el suelo incluso en presencia del huésped y de la fuente de inóculo en el suelo (Jayaraman et al., 2021). Pudiendo decirse también, que es la capacidad del suelo de no dejar establecer o persistir un fitopatógeno como *P. capsici*, o reducir la intensidad de las enfermedades producidas por el oomiceto en un suelo infestado. Por ejemplo, normalmente estos suelos pueden encontrarse en agrosistemas orgánicos, donde se puede observar una reducción del tizón foliar ocasionado por *P. capsici* en pimiento, y una diversidad bacteriana de *Bacillus* y otros géneros bacterianos, en comparación con los de sistemas de cultivo integrado o convencional (Li et al., 2019). Incluso la eficiencia de abonos orgánicos en la supresión de enfermedades se puede mejorar con la aplicación de biocontroladores como *B. subtilis* y *T. hamatum* (Hadar & Papadopoulou 2012). Así, se ha encontrado que esta supresión de enfermedades se atribuye principalmente a la diversidad microbiana presente en un suelo.

Tabla 1

Respuesta de aislados de *Phytophthora capsici* obtenidos a partir de tejidos de ají y pimiento a diferentes oomiceticidas

Cultivo	Oomiceticidas	Dosis de concentración letal media (DL50)	Referencia
Ají	Metalaxyl + mancozeb	7,5 g L ⁻¹	Huallanca & Cadenas (2014)
	Fosfato de potasio	5,0 mL L ⁻¹	
	Sulfato de cobre pentahidratado	2,5 mL L ⁻¹	
Pimiento	Fluazinam	10,0 g L ⁻¹	Wang et al. (2018)
	SYP-14288	5,0 g L ⁻¹	
	Cyazofamid	0,2-0,4 mL L ⁻¹	Cerkaskas et al. (2015)
	Fluaziman	0,2 mL L ⁻¹	
	Fluopicolide	0,3 mL L ⁻¹	
	Mandipropamid	0,3 mL L ⁻¹	
	Metalaxyl	0,1 mL L ⁻¹	

Aunque dicha técnica sea una opción prometedora, aún requiere de una mayor comprensión de la complejidad de las interacciones bioquímicas y ecológicas entre el huésped y los patógenos (Jayaraman et al., 2021). Sin embargo, hay que tener en cuenta que factores abióticos, especie vegetal, cantidad de materia orgánica y medidas culturales i.e. labranza, fertilización o enmiendas (orgánica e inorgánica), aplicación de pesticidas de distinto origen, y riego, podrían estar alterando significativamente la capacidad fisicoquímica del suelo, afectando de una u otra manera el crecimiento vegetal y la diversidad microbiana, y la supresividad del suelo contra los fitopatógenos. A continuación, se presentan algunas investigaciones relacionadas al efecto ejercido por *Bacillus*, *Pseudomonas*, *Streptomyces* y *Trichoderma* en plantas de *Capsicum* infectadas o no con *P. capsici*. Hay que recalcar que, aunque pocas, algunas referencias corresponden a otros cultivos.

Bacillus spp.

Bacillus es un género bacteriano encontrado asociado a raíces, contribuyendo a la protección de plantas mediante la interferencia directa del crecimiento de fitopatógenos o estimulación de la resistencia sistémica en el huésped (Figura 3), e incluso interactuando constantemente con otros microbios a través de diferentes tipos de comunicación (Andrić et al., 2020). Las especies pertenecientes al género *Bacillus* comúnmente son consideradas ideales debido a su rápido crecimiento, facilidad de manejo y excelentes propiedades colonizadoras (Dimkić et al., 2022). La eficacia de estos bacilos en la protección de plantas, así como su presencia constante en el nicho rizosférico fuertemente competitivo, se deben a su valioso potencial para sintetizar una amplia gama de compuestos orgánicos volátiles (COV) y metabolitos secundarios bioactivos (BSM) solubles (Andrić et al., 2020; Dimkić et al., 2022). De hecho, estas bacterias pueden producir sustancias antimicrobianas como péptidos de síntesis ribosomal, policétidos (PK) o lipopéptidos (NRPs), que inducen mecanismos de defensa en plantas (Figura 4; Fickers et al., 2012).

En los últimos años se ha aclarado la filogenia de varias especies de *Bacillus*, que incluyen *B. amyloliquefaciens*, *B. atrophaeus*, *B. licheniformis*, *B. pumilus*, y *B. siamensis*, *B. subtilis* ssp. *subtilis* y *B. velezensis*, con potencial biocontrolador por la producción de BSM, sin embargo, esto parece depender de la especie. Efectivamente, todas estas especies de bacilos pueden producir sustancias surfactantes y bacilobactina (dépsido), pero *B. velezensis* es la única que puede producir macrolactina (policétido), y esto se repite con otros BSM (Andrić et al., 2020). De cualquier manera, varios de estos compuestos como NRPs parecen poseer actividad antimicrobiana contra *P. capsici* (Park et al., 2016; Pedraza et al., 2020).

En ensayos *in vitro*, *Bacillus* spp. y algunos de sus extractos pueden reducir el crecimiento de *P. capsici* en hasta un 70% (Bhusal & Mmbaga, 2020; Li et al., 2019; 2020; Syed-Ab-Rahman et al., 2021). *B. licheniformis* puede inducir ramificación excesiva y lisis significativa en hifas, así como reducción del desarrollo de esporangios y motilidad de zoosporas de *P. capsici* (Li et al., 2020). *B. amyloliquefaciens* y *B. thuringiensis* inhiben la germinación de zoosporas de *P. capsici* en más del 90% (Ley-López et

al., 2018). Por otro lado, extractos de lipopéptidos producidos por *B. amyloliquefaciens* pueden inhibir la germinación total de zoosporas de *P. capsici*, encontrándose malformaciones del tubo germinativo y degradación celular (Ley-López et al., 2022). Esta capacidad de *Bacillus* para inhibir la germinación de zoosporas y el crecimiento del tubo germinativo en los tejidos del huésped, posiblemente influye en la reducción efectiva de la intensidad del tizón foliar causada por *P. capsici* en pimiento (Li et al., 2020). Este potencial antagonístico de *Bacillus* contra el patógeno (Li et al., 2019; 2020), puede estar relacionada a la producción de varios compuestos lipopeptídicos como la iturina, la surfactina y la fengicina por parte de las bacterias, y que están activos en muchas plantas (Syed-Ab-Rahman et al., 2021; Dimkić et al., 2022). En condiciones *in vivo*, especies como *B. licheniformis* reduce efectivamente la severidad de la pudrición de raíz y tallo (Ley-López et al., 2018) y del tizón foliar, ambas causadas por *P. capsici* en ají, pimiento y tomate (Hyder et al., 2020; Li et al., 2020). Se ha encontrado incluso que *B. vallismortis* o *B. amyloliquefaciens* pueden llegar a ser significativamente superiores al uso oomicetidas como el metalaxil, cuando de manejo de *P. capsici* se trata (Bhusal & Mmbaga, 2020). A parte de este efecto en el oomiceto, *Bacillus* también induce un aumento de longitud de raíces, altura de planta, peso de brotes, y contenido de clorofila (Figura 3) (Bhusal & Mmbaga, 2020; Li et al., 2020). Algo semejante se ha observado en plantas de jitomate (*Lycopersicon esculentum* Mill.), donde la aplicación de *B. firmus* puede reducir e inhibir el crecimiento micelial de *P. capsici*, pero también estimular la germinación de semillas, e incrementar el volumen radicular y el peso seco de hojas (Figura 3; Lagunas et al., 2001). También, *B. amyloliquefaciens* y *B. velezensis* puede promover el crecimiento de plantas pimiento y sus propiedades anti oomiceto contra *Phytophthora* (Figura 3; Syed-Ab-Rahman et al., 2021). La supresión de enfermedades y la promoción del crecimiento vegetal en varios cultivos hacen que varias especies de *Bacillus* y otras bacterias sean clasificadas como rizobacterias promotoras del crecimiento vegetal (PGPR; Hyder et al., 2020).

Diversas bacterias, incluida *Bacillus*, sintetizan una amplia gama de COV y BSM, propiciando la presencia constante de que estos biocontroladores en el nicho rizosférico fuertemente competitivo (Fickers et al., 2012; Andrić et al., 2020), en especial en suelos infestados con aislamientos altamente virulentos de *P. capsici* (Hyder et al., 2020). Algunos bacilos pueden producir cianuro de hidrógeno (HCN), catalasa, ácido indol-3-acético (IAA; entre 6,10 y 56,23 $\mu\text{g mL}^{-1}$), así como sideróforos (Figura 4; Hyder et al., 2020). Estos agentes antimicrobianos se pueden agrupar en enzimas, proteínas tales como polipéptidos y compuestos no proteicos (Syed-Ab-Rahman et al., 2021). Incluso, algunos extractos crudos de *Bacillus* fraccionados mediante cromatografía de capa fina han mostrado ser equivalentes a la aplicación de aislados bacterianos vivos, siendo ricos en pirrolopirazina, dicetopiperazina (DKP) y compuestos fenólicos (Syed-Ab-Rahman et al., 2021).

De manera general, los metabolitos secundarios producidos por *Bacillus* u otras bacterias estarían involucrados en los mecanismos de biocontrol, biofertilización e inducción

de resistencia sistémica en plantas, a través de la producción de sustancias volátiles que incluyen alcoholes, aldehídos, compuestos aromáticos, sulfuros y cetonas. Por ejemplo, lipopéptidos, policétidos y volátiles de *Bacillus* spp. puede estimular la expresión de genes que codifican proteínas relacionadas con la patogénesis (PR), y otras proteínas relacionadas con la defensa en las plantas hospedantes a través de la activación de las vías de señalización del ácido jasmónico (JA), ácido salicílico (SA) o etileno (ET) (Dimkić et al., 2022). Por ejemplo, *B. subtilis* aplicado preventivamente en intervalos de tiempo, puede brindar protección a plantas de pimienta negra contra la infección por *P. capsici*, mediante el aumento de la actividad enzimática de quitinasa, peroxidasa, fenilalanina amonio liasa, polifenol oxidasa, β-1,3-glucanasa y del contenido de fenoles (Shobha et al., 2019). Algunos biocontroladores pueden proteger las plantas de fitopatógenos a través de una inducción de resistencia, o contra las infecciones en una interacción antagonista directa con el patógeno (Pieterse et al., 2014; Syed-Ab-Rahman et al., 2019).

Pseudomonas spp.

El género *Pseudomonas* es rico en especies con potencial biocontrolador con efectos positivos sobre la salud de las plantas, que participan activamente en interacciones complejas planta-patógeno-antagonista (Dimkić et al., 2022), donde se incluye el género *Phytophthora* (Zohara et al., 2016). La aplicación de especies como *P. aeruginosa*, *P. fluorescens*, *P. libanensis* y *P. putida* pueden inhibir sinérgicamente entre el 50 y 70% del crecimiento *in vitro* de *P. capsici* (Lee et al., 2003; Ramírez et al., 2015; Chemeltori et al., 2017; Khatun et al., 2018). Algunas cepas de *P. aeruginosa* pueden también inhibir significativamente el crecimiento de hifas de *P. capsici* mediante la inducción de ramificación excesiva, hinchazón y desintegración celular (Zohara et al., 2016), e incluso perjudicar la

motilidad total y provocar lisis en hasta la mitad de zoosporas (Khatun et al., 2018). A su vez, tanto células vivas como los sobrenadantes de *P. aeruginosa* pueden suprimir significativamente la formación de esporangios, la liberación de zoosporas y el crecimiento del micelio en cultivo líquido, así como la dilución de estas en 5 y 10 veces causando lisis e inmovilizando las zoosporas, respectivamente, en un período muy corto de tiempo (Zohara et al., 2016).

En experimentos *in vivo*, algunas especies como *P. putida*, *P. libanensis* y *P. aeruginosa* pueden mejorar la germinación de semillas y crecimiento en plantas de pepino, pimiento (Khatun et al., 2018; Hyder et al., 2020). Así mismo, en tratamiento de semillas de ají con *T. hamatum* y *P. aeruginosa* y establecidas en un suelo infestado con zoosporas de *P. capsici*, no aumenta la germinación de semillas ni el crecimiento de plántulas, pero sí reduce significativamente la incidencia de pudrición del cuello y el marchitamiento de las plántulas y el área bajo la curva de progreso de la enfermedad, tanto con uno o ambos organismos en comparación al testigo (Chemeltori et al., 2017). Incluso esa actividad de inhibición de este tratamiento duplo (*T. hamatum* + *P. aeruginosa*) puede incluso equipararse al tratamiento de mefenoxam, lo que implicaría una alternativa eficaz y sostenible para el tratamiento de semillas de ají. Las ventajas del uso de *Pseudomonas* también han sido demostradas en pimiento dulce bajo un sistema hidropónico bajo condiciones controladas por Gilardi et al. (2021). Ellos verificaron que la mezcla de las cepas *Pseudomonas* sp.FC 7B, *Pseudomonas* sp. FC 9B y *P. putida* FC 8B aplicados de forma preventiva, reduce la incidencia de pudrición de raíz y cuello causada por *P. capsici*, aumenta el peso fresco de las plantas, con resultados similares o mejores que los de una mezcla comercial de *T. asperellum* + *T. gamsii* (Figura 3; Gilardi et al., 2021).

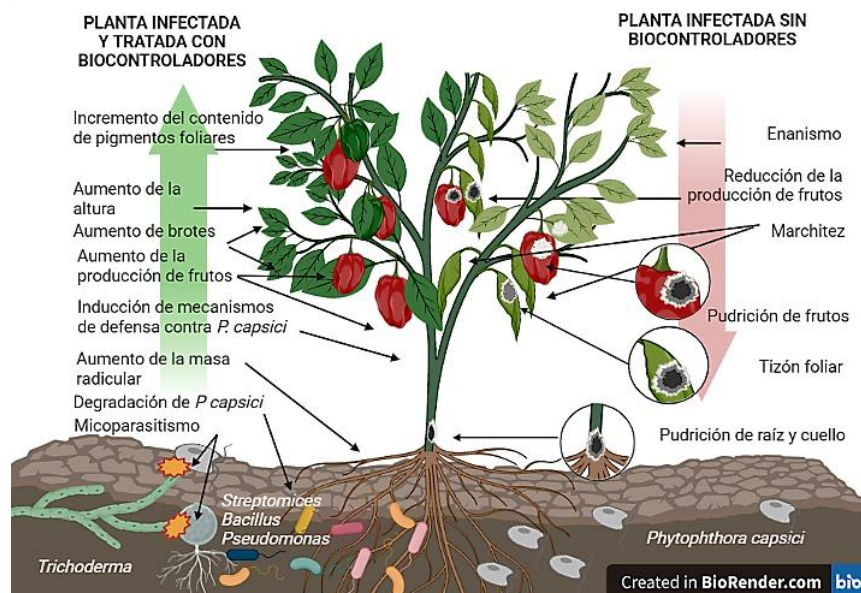


Figura 3. Efecto de biocontroladores (*Bacillus*, *Pseudomonas*, *Streptomyces* y *Trichoderma*) en plantas de *Capsicum* infectadas por *Phytophthora capsici*. Estos microorganismos afectan negativamente al oomiceto localizado en el sustrato, y positivamente a la planta, induciendo algunos de sus mecanismos de defensa, lo que reduciría la intensidad de cada una de las enfermedades causadas por *P. capsici* (lado izquierdo de la Figura). Sin los biocontroladores, el oomiceto causaría un sinnúmero de síntomas, que posteriormente ocasionaría incluso la muerte de la planta (lado derecho de la Figura).

Parece ser que en condiciones *in vivo*, independientemente del tipo de aplicación en las plantas, el tratamiento con *Pseudomonas* parece inducir una mayor resistencia al marchitamiento y el tizón foliar causado por *P. capsici* (Figura 3; Özyilmaz & Benlioglu, 2013; Zohara et al., 2016). También se ha observado que los tratamientos bacterianos combinados con aceite de oliva (5 mL por planta) mejoran significativamente la actividad biológica controladora, resultando en una reducción del 57% al 81% del tizón foliar causado por *P. capsici*, demostrando que cepas como *P. fluorescens* tienen la capacidad de producción de biosurfactantes (Özyilmaz & Benlioglu, 2013). En algunos casos, el tratamiento de plantas con *Pseudomonas* aparte de controlar el desarrollo de enfermedades como antracnosis (*Colletotrichum orbiculare*) y las causadas por *Phytophthora*, su eficacia puede ser casi equiparado con el de los fungicidas comerciales metalaxil y clorotalonil (Lee et al., 2003). Sin embargo, puede darse el caso que especies como *P. fluorescens* puedan afectar negativamente a *P. capsici* en pruebas *in vitro*, pero no consigan reducir la severidad de la pudrición de cuello y marchitez ambas causadas también por el oomiceto, ni aumentar el peso fresco de hojas en plantas de pimiento (Ramírez et al., 2015). De cualquier manera, de forma general la aplicación de *Pseudomonas* en diferentes especies vegetales en condiciones de invernadero o de campo sí presenta buenos resultados.

Tal vez uno de los trabajos más importantes y completos a nivel de campo, ha sido el realizado por Sang et al. (2013). Los autores realizaron una selección secuencial de cepas bacterianas antagónicas entre 239 cepas, contra el tizón foliar y antracnosis causadas por *P. capsici* y *Colletotrichum acutatum*, respectivamente, y el rendimiento de frutos en plantas de pimiento en casa plástica (dos años) y en condiciones de campo (tres años). Tanto *P. ootidis* y *P. putida* redujeron significativamente la incidencia de antracnosis en casa plástica únicamente en al menos uno de los años. Ambas especies bacterianas redujeron significativamente el tizón foliar sin influir en las poblaciones microbianas de la rizósfera, siendo incluso semejante o superior al efecto otorgado por metalaxil en condiciones de campo solo durante dos años. Además, las cepas indujeron un aumento del peso de frutos rojos y número de frutos de pimiento en ambas condiciones experimentales.

Otro de los puntos importantes es la producción de inhibidores volátiles y no volátiles producidos por *Pseudomonas* spp., que afectan negativamente las diferentes etapas del ciclo de vida de *P. capsici*, lo que evitaría eficazmente su crecimiento y proliferación, especialmente en todas las estaciones de crecimiento vegetal, y en la estación lluviosa para cuidar la propagación del patógeno mediada por zoosporas (Paul & Sarma, 2006). El potencial de transducción de los volátiles como soluciones de control biológico es un criterio necesario para la agricultura orgánica sostenible (Thankappan et al., 2022). De hecho, los metabolitos secundarios producidos por *Pseudomonas* u otras bacterias pueden estar involucrados en los mecanismos de biocontrol y biofertilización (Dimkić et al., 2022). Aunque existen un sinnúmero de moléculas involucradas

en interacciones complejas planta-patógeno-antagonista como lipopéptidos cíclicos (nunamicina, nunapeptina, brasamicina y braspeptina) que son esenciales en la función antifúngica, las fenazinas, sesilinas y orfamidas, y varias enzimas (quitinasas, glucanasas y proteasas) que son supresores de algunas enfermedades fúngicas, las más comunes y estudiadas son 2,4-diacetilfloroglucinol, fenazina-1-ácido carboxílico, fenazina-1-carboxamida, pioluteorina y pirrolnitrina (Dimkić et al., 2022).

Bacterias como *P. fluorescens* puede producir pioluteorina, pirrolnitrina y HCN en cantidades variables, y una alta actividad de enzimas líticas, que podrían afectar *P. capsici* inhibiendo el crecimiento micelial en hasta el 72%, la producción completa de esporangios en la fase más explosiva, y la germinación indirecta de esporangios (liberación de zoosporas) entre 89% y 98% (Paul & Sarma, 2006). Así mismo, el antibiótico G26A (Figura 4; análogo de las fenazinas: ácido fenazina-1-carboxílico) obtenido a partir de *P. aeruginosa* afecta negativamente los fitopatógenos *C. orbiculare*, *Pythium ultimum* y *P. capsici* en plantas de pimiento (Lee et al., 2003).

Streptomyces spp.

Streptomyces spp. produce compuestos bioactivos clínicamente importantes con propiedades anticancerígenas, antivirales y antibacterianas, pudiendo tener papeles importantes en varios campos como la medicina, pero también en la agricultura (Abbasi et al., 2020; Khushboo et al., 2021). En el campo de la sanidad vegetal, estas actinobacterias han demostrado su potencial *in vitro* como antagonistas de diferentes especies de *Phytophthora*, posiblemente debido a la producción de importantes productos naturales (Trinidad-Cruz et al., 2021). *Streptomyces* incluso parece modular ciertos mecanismos de defensa en plantas contra *P. capsici* (Abbasi et al., 2020).

En condiciones *in vitro*, se ha demostrado que *Streptomyces* spp. tiene un efecto directo contra *P. capsici*. Por ejemplo, *S. rhizophila*, *Streptomyces* ABV38 y ABV45 inhiben el crecimiento micelial de *P. capsici* entre 30 y 50% (Ramírez et al., 2015; Trinidad-Cruz et al., 2021). *S. plicatus* y sus filtrados pueden incluso suprimir hasta un 75% el crecimiento micelial de *P. cinnamomi*, *P. palmivora* y *P. parasitica* y *P. capsici* (Chen et al., 2016). Así mismo, *S. rochei* inhibe el crecimiento radial de *P. capsici* en 40 y 81% a las 48 y 96 h, respectivamente, e invade completamente la colonia, desintegrándola y esporulando sobre ella a los 7 días (Ezziyani et al., 2004). El efecto directo de la actinobacteria sobre el oomiceto, parece deberse al hiperparasitismo ejercido por este (Chen et al., 2016). De hecho, esto ha quedado demostrado mediante estudios de microscopía electrónica de barrido, que en la zona de inhibición existe un enrollamiento masivo de hifas de *P. capsici* por *S. rochei*, provocando incluso lisis y desintegración de hifas del fitopatógeno (Ezziyani et al., 2004).

Aunque el control ejercido por bioncontroladores en condiciones *in vitro* es casi un hecho, en condiciones *in vivo* su eficiencia no es la esperada. Sin embargo, existen evidencias que el uso *Streptomyces* puede ayudar a reducir enfermedades causadas por *P. capsici* en diferentes cultivos (Figura 3). Al respecto, *S. rhizophila* puede reducir la severidad de pudrición del cuello y de marchitez en

pimiento, ambas causadas *P. capsici*, y aumentar incluso el 14% del peso fresco de hojas en ese cultivo (Ramírez et al., 2015). Otra especie como *S. rochei*, aplicada también en plantas de pimiento puede reducir el marchitamiento de *P. capsici* hasta en 65%, e incluso inducir un color verde más intenso, pero no generar cambios en el peso seco ni en la longitud de las plántulas frente al control (Ezziyari et al., 2004). En macetas, se ha observado también el efecto protector de *S. griseus* contra *P. capsici* en pimiento, reduciendo en 47% la mortalidad causada por pudrición de raíz, y aumentando en 18 y 56 % los brotes frescos y el crecimiento de las plantas, respectivamente, en comparación al control (Nguyen et al., 2012). Filtrados de cultivo de *Streptomyces* también pueden reducir o suprimir la pudrición de cuello y marchitamiento causada por *P. capsici* (Chen et al., 2016; Trinidad-Cruz et al., 2021). Existen evidencias de antagonismo por parte de *Streptomyces* contra *P. capsici*, mediante la producción de metabolitos antifúngicos que inhiben su crecimiento micelial en condiciones *in vitro* (Nguyen et al., 2014), como ácido 1H-pirrol-2-carboxílico (PCA) (Nguyen et al., 2014) y borrelidina (Chen et al., 2016). Especies como *S. griseus* puede producir también las enzimas líticas como quitinasa, β -1,3-glucanasa, lipasa y proteasa, observándose incluso una alta actividad de las dos primeras en la rizósfera y raíces de pimiento (Nguyen et al., 2012).

Sobre la inducción de resistencia o defensa inducida por *Streptomyces* en pimiento es casi nula, encontrándose únicamente pocos estudios como el de Abbasi et al. (2020) en pimienta negra. Ellos evaluaron el efecto de *S. rochei* y *S. vinaceusdrappus* sobre la inhibición de *P. capsici*, control de la marchitez, promoción del crecimiento reproductivo, defensa inducida en plantas mediante la producción de especies reactivas de oxígeno (ROS; Figura 4), y cambios transcripcionales de genes seleccionados en tejidos de hojas y frutos. La combinación de las dos especies bacterianas redujo el oomiceto y la enfermedad en condiciones *in vitro* e *in vivo*, e indujo una acumulación diferenciada de peróxido de hidrógeno (H_2O_2) y una expresión del gen *GST* (Figura 4; transcritos de glutatión S-transferasa), en comparación con los tratamientos individuales tras la inoculación del oomiceto. Además, se observó el incremento de la longitud de brotes, la floración y el peso de frutos en las plantas sanas en comparación con el control. Probablemente, estos cambios dependieron de las relaciones coordinadas entre *PR1*, los genes *ACCO* [Figura 4; 1-aminociclopropano-1-ácido carboxílico (ACC) oxidasa] y los factores de transcripción *WRKY40*, inducidos después de la inoculación con *P. capsici*. Los autores concluyen que la inducción de defensa en las plantas se debió a la regulación ascendente de SUS (transcritos de sacarosa sintasa) y a la regulación diferencial de genes dependientes de ET.

Trichoderma spp.

El género *Trichoderma* con más 250 especies (Bissett et al., 2015), es un ascomiceto que se reproduce normalmente mediante la producción de conidios y clamidosporas, y en hábitats silvestres mediante ascosporas (Mukherjee et al., 2013). Este hongo filamentoso ampliamente estudiado y utilizado como agente de biocontrol

en la agricultura contra hongos y pseudohongos fitopatógenos, debido principalmente a su capacidad para parasitarlos (micoparasitismo), y que parece también controlar insectos plaga, tanto directa como indirectamente (Poveda, 2021). *Trichoderma* es un componente dominante de varios micobiomas del ecosistema del suelo, que se caracterizan por la capacidad de colonizar las raíces de las plantas (Morán-Díaz et al., 2021; Tyśkiewicz et al., 2022). Algunas especies como *T. afroharzianum*, *T. asperellum*, *T. atroviride*, *T. brevicompactum*, *T. citrinoviride*, *T. dorotheopsis*, *T. harzianum*, *T. koningiopsis* y *T. virens* han demostrado ser antagonistas contra *P. capsici* (Bae et al., 2011; Jiang et al., 2016; Tomah et al., 2020). Hasta el momento se ha secuenciado el genoma completo de seis especies de *Trichoderma* (Mukherjee et al., 2013). La eficiencia de control ejercida por algunas de estas especies podría incluso ser comparada con el uso de moléculas sintéticas (Segarra et al., 2013).

Trichoderma parece afectar directamente a *P. capsici*. Tal vez, uno de los trabajos más relevantes respecto a este proceso, ha sido el realizado por Jiang et al. (2016) con *T. asperellum* y el oomiceto. Ellos detallan que hifas de *T. asperellum* rodean y penetran hifas del fitopatógeno, provocando el colapso de *P. capsici*, y a los 7 días después de la inoculación su degradación completa. Parece que el hongo ingresa a las oosporas de *P. capsici*, conduciéndolas a su desintegración y a la de oogonios y oosporas, aumentando temporalmente este efecto. Ese micoparasitismo ejercido por *Trichoderma*, parece ser un rasgo ancestral de este género fúngico (Mukherjee et al., 2013). *Trichoderma* reduce varias enfermedades causadas por *P. capsici* en diferentes vegetales. *T. harzianum* puede reducir progresivamente a *P. capsici* en el sustrato infestado a lo largo del tiempo, y por ende disminuir también hasta en 76%, la pudrición de raíz en pimienta negra, en comparación con las plantas control (Ahmed et al., 1999). Otras como *T. virens* puede retrasar la aparición del tizón y reducir significativamente la intensidad de la enfermedad en 63% y 64% en pimiento, respectivamente (Tomah et al., 2020). Incluso la reducción de pudrición de raíz causada por *P. capsici*, ejercida por *T. asperellum*, se puede equiparar a la de la molécula etridiazol aplicada al mismo tiempo que el oomiceto, demostrando que no se requiere la colonización previa del sustrato por el biocontrolador para el manejo exitoso de *P. capsici* (Segarra et al., 2013). Varios factores podrían afectar la capacidad de *Trichoderma* spp. para controlar enfermedades como las causadas por *P. capsici*. Por ejemplo, Ahmed et al., (1999) mencionan que la capacidad de inhibición presentada por especies como *T. harzianum* sobre el oomiceto, depende del medio donde estos se encuentren. Así mismo, Hoitink et al. (2006) mencionan que el control proporcionado por *Trichoderma* es más efectivo en plantas cultivadas en medios modificados, en comparación con los que contienen menor capacidad de carga microbiana. De igual manera, especies como *T. hamatum* suprime significativamente el tizón del tallo e incrementa el vigor de plantas del genotipo susceptible de azalea (*Rhododendron* spp.) cv. Roseum elegante, pero no suprime la enfermedad en los cultivares altamente susceptibles Aglo y PJM Elite a pesar de incrementarse el vigor de estos.

Gracias a la secuenciación de varias especies de *Trichoderma*, se ha descubierto un amplio repertorio de metabolitos secundarios y numerosas proteínas pequeñas secretadas especialmente ricas en cisteína producidos por estos microorganismos, algunos de los cuales tienen no solo importancia agrícola, sino también clínica (Mukherjee et al., 2013). Estos metabolitos están comprendidos por compuestos que tienen bajo peso molecular, difusibles en medio de cultivo o en su caso volátiles, siendo sintetizados por medio de varias vías metabólicas (Brakhage, 2013).

Trichoderma promueve el crecimiento y desarrollo de las plantas mediante la producción de fitohormonas como auxinas, giberelinas, e incluso también ácidos orgánicos (glucónico, fumárico y cítrico), los cuales son capaces de disminuir el pH del suelo y propiciar la solubilización de fosfatos, magnesio, hierro y magnesio para el metabolismo de la planta (Sharma et al., 2017; Hernández-Melchor et al., 2019; Tyśkiewicz et al., 2022). Así mismo, la mayoría de las especies de *Trichoderma* producen la enzima 1-aminociclopropano-1-carboxilato (ACC desaminasa; Figura 4), el cual es un mecanismo utilizado por algunos microorganismos para promover el crecimiento de plantas influenciadas por el estrés ambiental, trayendo ventajas importantes como la disminución de concentraciones de ET en la planta y el incremento de la disponibilidad de amonio en la rizósfera (Esquivel-Cote et al., 2013). Algunas cepas de *T. atroviride* pueden también mostrar una actividad antagónica directa contra *P. nicotianae*, así como un efecto promotor del crecimiento en plantas de tomate (La Spada et al., 2020).

Otra de las potencialidades de *Trichoderma* es la producción de metabolitos secundarios (Figura 4), los cuales pueden agruparse en peptaiboles (pequeños péptidos de origen no ribosomal), pequeños NRP (gliotoxina y sideróforos), policétidos, (Mukherjee et al., 2013), terpenoides volátiles y no volátiles (viridina y el viridiol producidos por *T. virens*), tricotecenos (tricodermina y harzianum A), 6-pentil-2H-piran-2-ona (6-PP) que derivan del ácido linoleico, entre otros (Serrano-Carreón et al., 1993; Mukherjee et al., 2013; Tomah et al., 2020). Por ejemplo, la gliotoxina (Figura 4; segundo antibiótico descubierto junto a la penicilina) producida por *T. virens* inhibe varios hongos y bacterias fitopatogénicas al tener un enlace disulfuro o polisulfuro (Jayalakshmi et al., 2021), mejorando el potencial biocontrolador (Tomah et al., 2020). La estabilidad de este NRP está influenciada principalmente por la humedad, la comunidad microbiana y las condiciones de pH del suelo (Jayalakshmi et al., 2021). La gliotoxina producida por *T. virens* provocaría el colapso y degradación de *P. capsici* (Tomah et al., 2020).

Trichoderma produce una gran variedad de enzimas, como quitinasas y glucanasas (Figura 4) que pueden romper la pared celular de fitopatógenos, e inducir mecanismos de defensa en plantas (Küçük & Kivanç, 2003). Enzimas como proteasas, producidas por especies como *T. harzianum* pueden inactivar y descomponer enzimas hidrolíticas producidas por *P. capsici* (Sid Ahmed et al., 1999). *Trichoderma* puede inducir respuestas de defensa en raíces cuando fitopatógenos penetran su región rizodérmica, aumentando la actividad de las enzimas peroxidasa y quitinasa, así como la deposición de calosa

en sus paredes celulares (Figura 4) (Yedidia et al., 2000; La Spada et al., 2020). *T. viride* aplicado en diferentes intervalos de tiempo, puede brindar protección a plantas de pimienta negra contra la infección por *P. capsici*, mediante el aumento de la actividad enzimática de quitinasa, peroxidasa, fenilalanina amonio liasa, polifenol oxidasa, β -1,3-glucanasa y del contenido de fenoles (Shobha et al., 2019).

Yedidia et al. (2000) cuantificaron las PR y la actividad enzimática de *T. harzianum* después de la penetración y colonización de raíces de pepino, el biocontrolador indujo una mayor actividad de quitinasa, β -1,3-glucanasa, celulasa y peroxidasa, en comparación con los tejidos no tratados, hasta 72 h después de la inoculación. La formación de productos fluorescentes principalmente en espacios intercelulares de raíces proporcionó evidencia de la participación del sistema de defensa de la planta. La reconocida naturaleza micoparásita de *Trichoderma*, sugiere que este organismo reduce las enfermedades en raíces a través de la activación de la respuesta de defensa de la planta.

Fitopatógenos como *P. capsici* produce diversos péptidos y moléculas pequeñas denominados de efectores, que este usa para manipular o inhibir las respuestas de defensa de las plantas de *Capsicum* (Gaibor-Vaca et al., 2022). Sin embargo, la colonización de tejidos vegetales en sistemas fúngicos y bacterianos patogénicos o no, se rige por moléculas efectoras como proteínas, metabolitos secundarios y pequeños ARN secretados por microorganismos, que suprimen las respuestas de defensa vegetal y modulan su fisiología para promover la virulencia o la compatibilidad (Ramírez-Valdespino et al., 2019). Actualmente, se conoce que *Trichoderma* posee patrones moleculares estructurales y secretados asociados a microbios (MAMP) y patrones moleculares asociados a daños (DAMP; Figura 4), que resultan de la actividad enzimática de su pared celular (CWDE) sobre fitopatógenos, de modo que, inducen diferentes mecanismos de defensa o respuestas de crecimiento (Hermosa et al., 2013).

Más allá de la producción de enzimas y metabolitos que degradan la pared celular de fitopatógenos, *Trichoderma* puede proteger las plantas mediante la inducción de defensa más rápida y fuerte, un mecanismo conocido como cebado o "priming", que implica una mayor acumulación de proteínas celulares latentes que funcionan en la amplificación de la señal intracelular (Morán-Díez et al., 2021). Este género fúngico puede inducir la expresión de genes relacionados con la defensa vegetal y un gen afín con el micoparasitismo, así como generar una marcada regulación hacia arriba de efectores de *P. nicotianae* (Figura 4) como PnNPP1.1 y PnNPP1.3, y al mismo tiempo, una ligera regulación a la baja de PpCRN4 y PpCBEL4 (La Spada et al., 2020). *Trichoderma* puede inducir una mayor acumulación de proteínas celulares que amplifican la señal intracelular, como la proteína quitinasa, estimuladas por el aumento de niveles de calcio citosólico y los cambios redox celulares en plantas, pudiendo estar involucrado en la regulación epigenética de plantas a través de modificaciones y reemplazos de histonas, metilación del ADN y metilación del ADN dirigido por ARN (Morán-Díez et al., 2021).

En interacciones tripartitas se ha observado que algunas cepas de *Trichoderma* pueden inducir una clara respuesta de defensa en plantas inoculadas o infectadas con *P. capsici*. **Bae et al. (2011)** encontraron que plantas de ají cuyas raíces fueron pre-colonizadas por algunos aislados ecuatorianos y peruanos de *Trichoderma*, aparte de observar una reducción significativa del progreso de pudrición de cuello causada por *P. capsici*, verificaron una inducción de etiquetas de secuencia relacionadas con la defensa (EST), incluidos múltiples miembros de la familia de la proteína lípido transferasa (LTP), incluso la expresión de CaLTP-N que codifica una proteína similar a la LTP. Algo similar fue observado por **Umadevi & Anandaraj (2019)** en pimienta negra usando proteómica cuantitativa, las plantas de esta especie tratadas con una cepa de *T. harzianum* e infectadas con *P. capsici*, presentaron una inducción sistémica mediada por *Trichoderma*, mediante la expresión de 18 proteínas relacionadas con ROS, así como 22 proteínas ligadas con la defensa asociadas a la ruta de isoflavonoides y síntesis de ET y lignina.

Otros de los compuestos que pueden ser inducidos en plantas por microorganismos fitopatógenos o benéficos son las fitohormonas, auxinas, giberelinas, entre otros. Estos compuestos producidos en células vegetales se acumulan en cantidades variables tras el reconocimiento de microbios, dando lugar a la activación de diversos mecanismos de defensa (**Gaibor-Vaca et al., 2022**). De cualquier manera, *Trichoderma* también puede inducir una resistencia duradera en plantas contra algún estrés biótico o abiótico, al equilibrar las diferentes vías dependientes de SA, JA, ET, y ácido abscísico (ABA), pero también la auxina IAA y las giberelinas o ácido giberélico (GA), y que modulan niveles de proteínas reguladoras de la defensa y del crecimiento (**Figura 4; Hermosa et al., 2013; La Spada et al., 2020**). Sin embargo, **Hermosa et al. (2013)** precisan que el nivel de algunas fitohormonas en las plantas puede ser influenciada por la producción de compuestos producidos por *Trichoderma*. Por ejemplo, la ACC desaminasa de ese biocontrolador reduce la señalización de ET conduciendo a una reducción del ABA y un aumento del nivel de GA, y represión de proteínas ligadas a jasmonatos promoviendo el crecimiento vegetal. La producción de IAA del hongo estimula la biosíntesis de ET a través de la ACC sintasa, desencadenando un aumento en la biosíntesis de ABA, y una reducción del nivel de GA, contribuyendo a la rápida activación de la señalización y la defensa vegetal vía JA (**Figura 4**). El IAA puede incluso ser antagonista de SA, comprometiendo la supresión del crecimiento vegetal, pero como se dijo antes, puede estar ayudando en la inducción de respuestas de defensa vegetal (**Hermosa et al., 2013**).

5. ¿La inducción de mecanismos de defensa en plantas de *Capsicum* ejercida por microorganismos es mito o realidad?

Los fitopatógenos durante su evolución desarrollaron mecanismos para la obtención de nutrientes de su huésped, mientras que las plantas presentan barreras físicas, químicas y moleculares para dificultar el progreso de esos microorganismos, desarrollando la capacidad de reconocer DAMP, así como MAMP o Patrones Moleculares

Asociados a Patógenos (PAMP), a través de Receptores de Reconocimiento de Patrones (PRRs) localizados en la membrana celular (**Figura 4; Gaibor-Vaca et al., 2022**). En interacciones incompatibles, los genotipos resistentes de *Capsicum* tienen la capacidad de retrasar o evitar el crecimiento de *P. capsici* en sus tejidos. Como resultado, las plantas presentan síntomas imperceptibles, o casi nulos tanto interna como externamente en tejidos como raíces y tallos, debido a que el oomiceto llega con considerable retraso a tejidos superiores como hipocótilos, resultando en menor colonización e intensidad de síntomas en esas plantas resistentes, comparado a las susceptibles (**Saltos et al., 2021**). Hay que considerar que la mayoría de genotipos de *Capsicum* establecidos en zonas productoras del mundo, son susceptibles o tolerantes a *P. capsici*. Así, podrían ser usados diferentes biocontroladores como *Bacillus*, *Pseudomonas*, *Streptomyces* y *Trichoderma*, que aparte de mostrar una eficiente actividad antimicrobiana contra *P. capsici*, estos activen diferentes mecanismos de defensa en plantas de *Capsicum* contra el oomiceto.

Hasta la presente fecha, se han identificado pocos estudios donde se ha evaluado el efecto inducido por especies de los cuatro biocontroladores abordados en la presente revisión, sobre mecanismos bioquímicos y moleculares relacionados a la promoción del crecimiento vegetal, y a la defensa contra *P. capsici* en plantas de *Capsicum*. De hecho, varios aislados de especies de *Bacillus*, *Pseudomonas* y *Streptomyces* han sido consideradas como PGPR (**Hyder et al., 2020; Dimkić et al., 2022; Abbasi et al., 2020; La Spada et al., 2020**), induciendo un aumento de resistencia sistémica adquirida, supresión de enfermedades, producción de fitohormonas y absorción de nutrientes, y estimulando el crecimiento en plantas (**Figura 3; Hashem et al., 2019; Amares et al., 2018**).

De manera general, la expresión de genes que codifican PR y otras proteínas relacionadas con la defensa en plantas hospedantes a través de la activación de las vías de señalización del JA, SA o ET, pueden ser inducidos por lipopéptidos, policétidos y volátiles de *Bacillus* spp. en algunas especies vegetales (**Figura 4; Dimkić et al., 2022**). De hecho, *B. subtilis* puede brindar protección a plantas de pimienta negra contra la infección por *P. capsici*, mediante el aumento de la actividad enzimática de quitinasa, peroxidasa, fenilalanina amonio liasa, polifenol oxidasa, β -1,3-glucanasa y del contenido de fenoles (**Shobha et al., 2019**). En el caso de *Pseudomonas*, a pesar de conocer un sinnúmero de moléculas involucradas en diferentes interacciones planta-patógeno-antagonista (**Dimkić et al., 2022**), se desconoce los mecanismos bioquímicos y moleculares inducidos por *Pseudomonas* en plantas de *Capsicum* infectadas con *P. capsici*. Esto es retórico con *Streptomyces*, encontrándose únicamente el estudio realizado en pimienta negra por **Abbasi et al. (2020)**. Ellos observaron que *S. rochei* y *S. vinaceusdrappus* genera una defensa inducida en plantas mediante la producción de ROS (**Figura 4**) y cambios transcripcionales de genes seleccionados en tejidos de hojas y frutos, concluyendo que la inducción de defensa en pimienta negra se debe a la regulación ascendente de SUS y a la regulación diferencial de genes dependientes de ET.

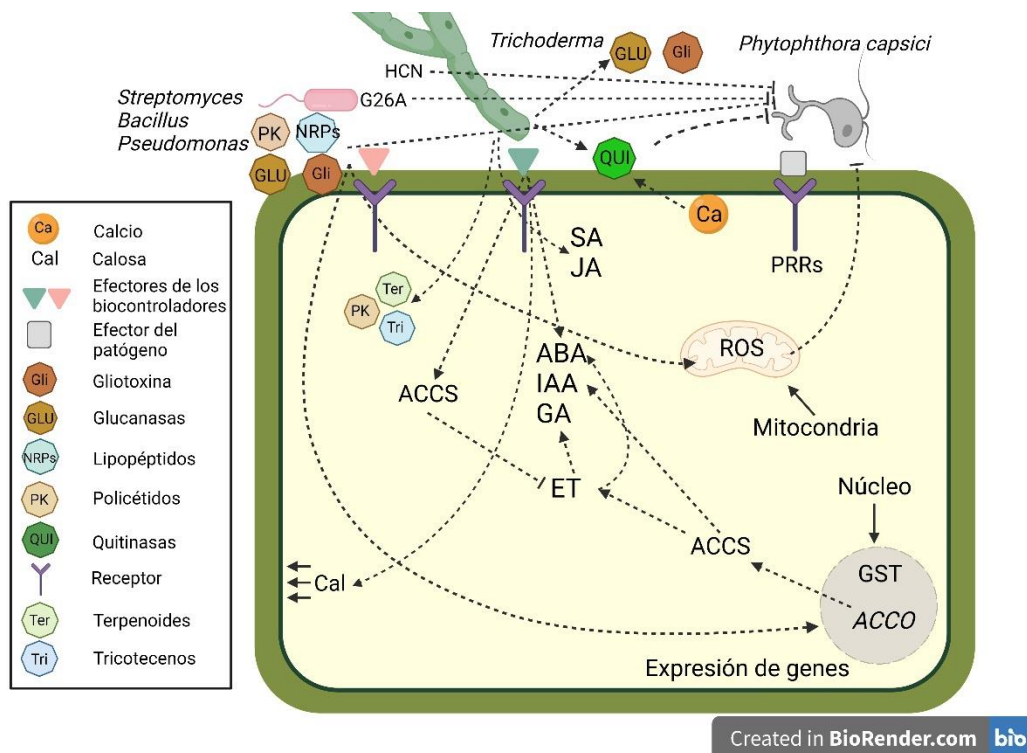


Figura 4. Interacción bioquímica y molecular entre el oomiceto *Phytophthora capsici*, biocontroladores (*Bacillus*, *Pseudomonas*, *Streptomyces* y *Trichoderma*) y células epidérmicas (hojas) y rizodérmicas (raíces) de *Capsicum*. ABA: ácido abscísico. ACCS: enzima 1-aminociclopropano-1-ácido carboxílico (ACC) sintasa. ACCO: genes 1-aminociclopropano-1-ácido carboxílico (ACC) oxidasa. Cal: calosa. ET: etileno. GA: ácido giberélico. G26A: análogo de las fenazinas: ácido fenazina-1-carboxílico. GST: transcritos de glutatona S-transferasa. HCN: cianuro de hidrógeno. IAA: ácido indol-3-acético. JA: ácido jasmónico. PRRs: receptores de reconocimiento de patrones. ROS: especies reactivas de oxígeno. SA: ácido salicílico.

Al igual que con las bacterias, los estudios con *Trichoderma* en *Capsicum* a nivel bioquímico y molecular también son casi nulos. Sin embargo, *Trichoderma* promueve la activación de procesos dependientes como la producción de AS, ET y JA en plantas de tomate (La Spada et al, 2020). En plantas de pimiento, varias especies de *Trichoderma* pueden inducir etiquetas de secuencia relacionadas con la defensa (EST), incluidos múltiples miembros de la familia de la LTP en pimiento después de la inoculación con *P. capsici*, afectando la colonización de los tejidos por el oomiceto y el desarrollo de la pudrición de raíz y cuello. A pesar de que este efecto depende del aislado de *Trichoderma* usado, estos microorganismos pueden retrasar el desarrollo de enfermedades por *P. capsici* y también inducir fuertes y divergentes reacciones de defensa (Bae et al., 2011). Otro dato interesante, es que *Trichoderma* no solo puede estar involucrado en la regulación genética de plantas, sino también en la epigenética a través de modificaciones y reemplazos de histonas, metilación del ADN y metilación del ADN dirigido por ARN (Morán-Díez et al., 2021). Independiente del cultivo, se necesitan estudios detallados sobre enfoques moleculares e independientes, que ayuden a descifrar los mecanismos subyacentes de supresión de enfermedades en el suelo para aprovechar los mayores beneficios de la "microbiota del suelo" (Jayaraman et al., 2021). Incluso una mejor comprensión del microbioma con las diferentes especies vegetales aumentará nuestra capacidad para manipular de manera

eficiente los sistemas de plantas y microbios, y así obtener resultados estables y predecibles en campos abiertos (Abbasi et al., 2021). En la actualidad, nuevas herramientas o estrategias como la secuenciación de próxima generación que caracterizan en profundidad las comunidades bacterianas y fúngicas del suelo e incluso de tejidos de *Capsicum* afectados o no por *P. capsici*, pueden ayudar al estudio de microbiomas. Destaque aparte merece el hecho de existir muy pocos trabajos sobre la inducción de defensa en plantas de *Capsicum* contra *P. capsici*, ejercido por *Bacillus*, *Pseudomonas*, *Streptomyces* o *Trichoderma*. Por ejemplo, el estudio de moléculas efectoras producidas por microorganismos se ha enfocado en interacciones dañinas (fitopatógenos). Sin embargo, recientemente se ha comenzado a estudiar los efectores en interacciones simbióticas, encontrando que la mayoría de los efectores simbióticos son miembros de las mismas familias presentes en fitopatógenos (Ramírez-Valdespino et al., 2019). Podría entenderse que no todos los laboratorios están preparados o alineados en el estudio de la interacción tripartita biocontrolador-*Capsicum*-*P. capsici*, pero se debería hacer un esfuerzo para elucidar los mecanismos vegetales de defensa relacionados. Incluso la información generada a partir de estas investigaciones posiblemente genere un aumento del uso de estos microorganismos en los cultivos de ajíes y pimiento. Finalmente, descifrar dichos mecanismos en plantas contra fitopatógenos en un escenario donde la actividad

antagónica y los efectos promotores del crecimiento vegetal por biocontroladores, es una nueva frontera dentro del área de la fitopatología (La Spada et al., 2020). En función de la información obtenida y presentada en esta revisión, se ha tratado de ejemplificar y elucidar la interacción bioquímica y molecular entre el oomiceto *P. capsici*, biocontroladores y células epidérmicas (hojas) y rizodérmicas (raíces) de *Capsicum* (Figura 4). En primera instancia, efectores pueden o no ser reconocidos por receptores de reconocimiento de patrones (PRRs) de la planta; cuando no, el oomiceto ingresa dentro de la célula y puede lograr una interacción parasitaria estable con la planta. Bacterias como *Bacillus*, pueden producir sustancias antimicrobianas como PK y NRPs, además de HCN y IAA. Por su parte, *Pseudomonas* produce el antibiótico G26A, y *Streptomyces* induce los genes ACCO que sintetiza la enzima ACC oxidasa. En el caso de *Trichoderma*, estos también producen metabolitos secundarios como PK, terpenoides, tricotecenos, e incluso induce el aumento de quitinasa estimulado a la vez por los niveles de Ca^{+2} , lo cual inhibe y degrada el desarrollo de *P. capsici*. *Trichoderma* también produce el antibiótico gliotoxina, y glicoproteínas y glucanasa, que pueden romper la pared celular del patógeno o inducir mecanismos de defensa como el reforzamiento de la pared celular mediante la deposición de calosa. Finalmente, *Trichoderma* induce resistencia duradera en la planta equilibrando los niveles de SA, JA, ABA, IAA, GA y ET, pero además produce la enzima ACC desaminasa que es sintetizada dentro de la célula con lo cual disminuyen los niveles de ET, sin embargo, el hongo produce también IAA aumentando así los niveles de ET.

6. Perspectivas actuales y futuras

A pesar de todos los avances realizados hasta la presente fecha, falta aún mucho por elucidar. Tal vez, en las próximas investigaciones relacionadas al uso de biocontroladores de *P. capsici* en plantas de *Capsicum* o incluso en otros patosistemas, se podría dar más énfasis en (a) el uso de métodos de secuenciación de próxima generación para caracterizar más a profundidad la microbiota (principalmente bacterias y hongos) presente en suelos y tejidos; (b) las bioformulaciones basadas en componentes volátiles donde se use nanotecnología; (c) empleo de bioomicetocidas basados preferencialmente en aislados locales, lo que evitaría la introducción de otros microorganismos en el nicho ecológico; (d) el empleo de aislados microbianos caracterizados bioquímica (compuestos bioactivos) y molecularmente, confirmando que no son una amenaza para los seres vivos; y (e) el acompañamiento temporal constante de la microbiota en suelos y tejidos vegetales.

7. Conclusiones

Phytophthora capsici puede fácilmente ser considerado uno de los principales patógenos que afecta varias Cucurbitáceas, Fabáceas, Rosáceas y Solanáceas, que incluyen al género *Capsicum*. Este oomiceto causa diversos síntomas como pudrición de raíz, cuello, tallo y fruto, y tizón foliar en plantas de ají y pimiento. Una de las medidas para el manejo de alguna de esas enfermedades

en plantas de *Capsicum*, es el uso de microorganismos como *Bacillus*, *Pseudomonas*, *Streptomyces* y *Trichoderma*. Los biocontroladores aparte de actuar como bioestimulantes mejorando algunos componentes agronómicos y productivos en plantas, podrían inhibir y reducir el crecimiento de *P. capsici*, afectando negativamente el desarrollo de esporangios, germinación y motilidad de zoosporas, y crecimiento del tubo germinativo, debido posiblemente a un sinnúmero de metabolitos volátiles y no volátiles producidos por los microorganismos. Esto haría que los síntomas se reduzcan en las plantas. Sin embargo, hay muchos indicios de la activación de respuestas de defensa en plantas contra *P. capsici* inducidas por los microorganismos. Estos estimulan eficientemente en plantas infectadas o no con *P. capsici*, la actividad de varias enzimas relacionadas con las vías de isoflavonoides y especies reactivas de oxígeno, así como la expresión de diferentes genes que codifican proteínas relacionadas con la patogénesis, y otras que pueden activar las vías de señalización del ácido salicílico, ácido jasmónico o etileno. Muchos autores se atreven incluso a concluir que la eficiencia de control mostrada por algunos microorganismos puede compararse con la de algunos oomicetocidas comerciales. De cualquier manera, la eficiencia o activación de algunos u otros mecanismos bioquímicos o moleculares en plantas estarían relacionados a la especie y cepa del biocontrolador.

ORCID

E. Quispe-Quispe  <https://orcid.org/0000-0002-1158-6057>
 A. Moreira-Morrillo  <https://orcid.org/0000-0003-4060-3044>
 F. Garcés-Fiallos  <https://orcid.org/0000-0002-1795-4439>

Referencias bibliográficas

- Abbasi, S., Spor, A., & Sadeghi, A. (2021). *Streptomyces* strains modulate dynamics of soil bacterial communities and their efficacy in disease suppression caused by *Phytophthora capsici*. *Scientific Reports*, 11, 9317.
- Abeysekera, N. S., Hickman, H., Westhafer, S., Johnson, G. C., Evans, T. A., Gregory, N. F., & Donofrio, N. M. (2019). Characterization of *Phytophthora capsici* isolates from lima bean grown in Delaware, United States of America. *PhytopathologiaMediterranea*, 58, 535-546.
- Ahmed, A. S., Perez-Sanchez, C., Egea, C., Candela, M. E. (1999). Evaluation of *Trichoderma harzianum* for controlling root rot caused by *Phytophthora capsici* in pepper plants. *Plant Pathology*, 48(1), 58-65.
- Amaresan, N., Kumar, K., Naik, J. H., Bapatla, K. G., & Mishra, R. K. (2018). *Streptomyces* in Plant Growth Promotion: Mechanisms and Role. In B. P. Singh, V. K. Gupta, & A. K. Passari (Eds.). *New and Future Developments in Microbial Biotechnology and Bioengineering*, Chapter 8: 125-135.
- Amrani, S., & Abdel-Azeem, A. M. (2018). Checklist of Algerian fungi—Part 2: Chromistan fungal analogues (Oomycota, Bigyra, Cercozoa). *Microbial Biosystems*, 3(2), 13-28.
- Andrić, S., Meyer, T., & Ongena, M. (2020). *Bacillus* responses to plant-associated fungal and bacterial communities. *Frontiers in Microbiology*, 11, 1350.
- Bae, H., Roberts, D. P., Lim, H. S., Strem, M. D., Park, S. C., et al. (2011). Endophytic *Trichoderma* isolates from tropical environments delay disease onset and induce resistance against *Phytophthora capsici* in hot pepper using multiple mechanisms. *Molecular Plant-microbe Interactions*, 24(3), 336-351.

- Baysal, O., Turgut, C., & Mao, G. (2005). AcibenzolarS-methyl induced resistance to *Phytophthora capsici* in pepper leaves. *Plant Biology*, 49(1), 599-604.
- Barboza, E. A., Fonseca, M. E. N., Boiteux, L. S., & Reis, A. (2017). First worldwide report of a strawberry fruit rot disease caused by *Phytophthora capsici* isolates. *Plant Disease*, 101, 259-259.
- Bhusal, B., & Mmbaga, M. T. (2020). Biological control of *Phytophthora* blight and growth promotion in sweet pepper by *Bacillus* species. *Biological Control*, 150, 104373.
- Bissett, J., Gams, W., Jaklitsch, W., & Samuels, G. J. (2015). Accepted *Trichoderma* names in the year 2015. *IMA fungus*, 6(2), 263-295.
- Brakhage, A. A. (2013). Regulation of fungal secondary metabolism. *Nature Reviews Microbiology*, 11(1), 21-32.
- Cerkauskas, R. F., Ferguson, G., & MacNair, C. (2015). Management of *Phytophthora* blight (*Phytophthora capsici*) on vegetables in Ontario: Some greenhouse and field aspects. *Canadian Journal of Plant Pathology*, 37(3), 285-304.
- Chemelortir, P. P., Mutaqin, K. H., & Widodo, W. (2017). Combining *Trichoderma hamatum* THSW13 and *Pseudomonas aeruginosa* BJ10-86: a synergistic chili pepper seed treatment for *Phytophthora capsici* infested soil. *European Journal of Plant Pathology*, 147, 157-166.
- Chen, Y., Chen, P., & Tsay, T. T. (2016). The biocontrol efficacy and antibiotic activity of *Streptomyces plicatus* on the oomycete *Phytophthora capsici*. *Biological Control*, 98, 34-42.
- Diáñez, F., Santos, M., Carretero Marín, F. (2015). *Trichoderma saturnisporum*, a new biological control agent. *Science of Food and Agriculture*, 96, 1934-1944.
- Dimkić, I., Janakiev, T., Petrović, M., Degrassi, G., Fira, D. (2022). Plant-associated *Bacillus* and *Pseudomonas* antimicrobial activities in plant disease suppression via biological control mechanisms - A review. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 117(1), 101754.
- Erwin, D. C., & Ribeiro, O. K. (1996). *Phytophthora* diseases worldwide. *American Phytopathological Society* (APS Press).
- Esquivel-Cote, R., Gavilanes-Ruiz, M., Cruz-Ortega, R., & Huante, P. (2013). Importancia agrobiotecnológica de la enzima ACC desaminasa en rizobacterias, una revisión. *Revista Fitotecnia Mexicana*, 36(3), 251-258.
- Ezziyiani, M., Sánchez, C. P., Requena, M. E., Rubio, L., & Castillo, M. E. (2004). Biocontrol por *Streptomyces rochei* -Ziyani-, de la podredumbre del pimiento (*Capsicum annuum* L.) causada por *Phytophthora capsici*. *Gaceta Sanitaria*, 26, 69-78.
- Fickers, P. (2012). Antibiotic Compounds from *Bacillus*: Why are they so Amazing? *American Journal of Biochemistry and Biotechnology*, 8(1), 38-43.
- Gaibor-Vaca, D., García-Bazurto, G., & Garcés-Fiallos, F. R. (2022). Mecanismos de defensa en plantas de *Capsicum* contra *Phytophthora capsici*. *Revista Bionatura*, 7(2), 25.
- Garcés-Fiallos, F. R., Saltos, A., Corozo-Quiñonez, L., Pacheco-Coello, L., Santos-Ordóñez, R., & Urresta, L. F., et al. (2022). *Capsicum* hypocotyls microbiome diversity is unaffected by *Phytophthora capsici* inoculation. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 118, 101801.
- Gevens, A. J., Roberts, P. D., McGovern, R. J., & Kucharek, T. A. (2011). Vegetable diseases caused by *Phytophthora capsici* in Florida. *Plant Pathology Department SP159. Florida Cooperative Extension Service, Institute of Food and Agricultural Sciences, University of Florida*.
- Gilardi, G., Vasileiadou, F., Garibaldi, A., Gullino, M. L. (2021). Biocontrol agents and resistance inducers reduce *Phytophthora* crown rot (*Phytophthora capsici*) of sweet pepper in closed soilless culture. *Phytopathologia Mediterranea*, 60(1), 149-163.
- Granke, L. L., Quesada-Ocampo, L., Lamour, K., & Hausbeck, M. K. (2012). Advances in research on *Phytophthora capsici* on vegetable crops in the United States. *Plant disease*, 96(11), 1588-1600.
- Hadar, Y., & Papadopoulou, K. K. (2012). Suppressive composts: microbial ecology links between abiotic environments and healthy plants. *Annual Review of Phytopathology*, 50, 133-153.
- Hashem, A., Tabassum, B., & Abd-Allah, E. F. (2019). *Bacillus subtilis*: A plant-growth promoting rhizobacterium that also impacts biotic stress. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 26(6), 1291-1297.
- Hermosa, R., Rubio, M. B., Cardoza, R. E., Nicolás, C., Monte, E., Gutiérrez, S. (2023). The contribution of *Trichoderma* to balancing the costs of plant growth and defense. *International Microbiology*, 16(2), 69-80.
- Hernández-Melchor, D. J., Ferrera-Cerrato, R., & Alarcón, A. (2019). *Trichoderma*: agricultural and biotechnological importance, and fermentation systems for producing biomass and enzymes of industrial interest. *Chilean Journal of Agricultural & Animal Sciences*, 35(1), 98-112.
- Hoitink, H. A., Madden, L. V., & Dorrance, A. E. (2006). Systemic resistance induced by *Trichoderma* spp.: interactions between the host, the pathogen, the biocontrol agent, and soil organic matter quality. *Phytopathology*, 96(2), 186-189.
- Huallanca, C. A., & Cadenas, C. A. (2014). Control of *Phytophthora capsici* Leonian in *Capsicum annuum* cv. king papri with fungicides, fertilizers and biocontrol agents. *In Anales Científicos*, 75(1), 130-137.
- Hyder, S., Gondal, A. S., Rizvi, Z. F., Ahmad, R., Mohsin, M., et al. (2020). Characterization of native plant growth promoting rhizobacteria and their anti-oomycete potential against *Phytophthora capsici* affecting chilli pepper (*Capsicum annuum* L.). *Scientific Reports*, 10, 13859.
- Izzeddin, N., & Medina, L. (2011). Efecto del control biológico por antagonistas sobre fitopatógenos en vegetales de consumo humano. *Salus*, 15(3), 8-12.
- Islam, S. Z., Babadoost, M., Lambert, K. N., Ndeme, A., & Fouly, H. M. (2005). Characterization of *Phytophthora capsici* isolates from processing pumpkin in Illinois. *Plant Disease*, 89(2), 191-197.
- Jayalakshmi, R., Oviya, R., Premalatha, K., Mehetre, S. T., Paramasivam, M. et al. (2021). Production, stability and degradation of *Trichoderma* gliotoxin in growth medium, irrigation water and agricultural soil. *Scientific Reports*, 11, 16536.
- Jayaraman, S., Naorem, A., Lal, R., Dalal, R. C., Sinha, N. K., Patra, A. K., & Chaudhari, S. K. (2021). Disease-Suppressive Soils—Beyond food production: a critical review. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 21, 1437-1465.
- Jiang, H., Zhang, L., Zhang, J. Z., Ojaghian, M. R., & Hyde, K. D. (2016). Antagonistic interaction between *Trichoderma asperellum* and *Phytophthora capsici* in vitro. *Journal of Zhejiang University. Science B*, 17(4), 271-281.
- Jung, T., Nechwatal, J., Cooke, D. E. L., Hartmann, G., Blaschke, M., et al. (2003). *Phytophthora pseudosyringae* sp. nov., a new species causing root and collar rot of deciduous tree species in Europe. *Mycological Research*, 107(7), 772-789.
- Khatun, A., Farhana, T., Sabir, A. A., Islam, S., West, H. M., Rahman, M., & Islam, T. (2018). *Pseudomonas* and *Burkholderia* inhibit growth and asexual development of *Phytophthora capsici*. *Zeitschrift für Naturforschung C, Journal of Biosciences*, 73(3-4), 123-135.
- Khushboo, K. P., Dubey, K. K., Usmani, Z., Sharma, M., Gupta, V. K. (2022). Biotechnological and industrial applications of *Streptomyces* metabolites. *Biofuels Bioproducts Biorefining*, 16, 244-264.
- Köhl, J., Kolnaar, R., Ravensberg, W. J. (2019). Mode of action of microbial biological control agents against plant diseases: relevance beyond efficacy. *Frontiers in Plant Science*, 10, 845.
- Küçük, Ç., & Kivanç, M. (2003). Isolation of *Trichoderma* spp. and determination of their antifungal, biochemical and physiological features. *Turkish Journal of Biology*, 27(4), 247-253.

- Lamour, K. H., Stam, R., Jupe, J., & Huitema, E. (2012). The oomycete broad-host-range pathogen *Phytophthora capsici*. *Molecular Plant Pathology*, 13, 329-337.
- La Spada, F., Stracquadanio, C., Riolo, M., Pane, A., & Cacciola, S.O. (2020). *Trichoderma* counteracts the challenge of *Phytophthora nicotianae* infections on tomato by modulating plant defense mechanisms and the expression of crinkler, necrosis-inducing *Phytophthora* Protein 1, and cellulose-binding elicitor lectin pathogenic effectors. *Frontiers in plant science*, 11, 583539.
- Lagunas, J., Zavaleta, E., Osada, S., Aranda, S., Luna, I., & Vaquera, H. (2001). *Bacillus firmus* como agente de control biológico de *Phytophthora capsici* Leo. en jitomate (*Lycopersicon esculentum* Mill.). *Revista Mexicana de Fitopatología*, 19(1), 57-65.
- Lahlali, R., Ezrari, S., Radouane, N., Kenfaoui, J., Esmaeel, Q., et al. (2022). Biological control of plant pathogens: a global perspective. *Microorganisms*, 10(3), 596.
- Lee, J. Y., Moon, S. S., & Hwang, B. K. (2003). Isolation and in vitro and in vivo activity against *Phytophthora capsici* and *Colletotrichum orbiculare* of phenazine-1-carboxylic acid from *Pseudomonas aeruginosa* strain GC-B26. *Pest Management Science*, 59(8), 872-882.
- Lee, K. J., Kamala-Kannan, S., Sub, H. S., Seong, C. K., & Lee, G. W. (2008). Biological control of *Phytophthora* blight in red pepper (*Capsicum annuum* L.) using *Bacillus subtilis*. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 24(7), 1139-1145.
- Ley-López, N., Márquez-Zequera, I., Carrillo-Fasio, J.A., León-Félix, J., Cruz-Lachica, I., et al. (2018). Effect of biocontrol and germinative inhibition of *Bacillus* spp. on zoospores of *Phytophthora capsici*. *Revista Mexicana de Fitopatología*, 36(2), 215-232.
- Ley-López, N., Basilio Heredia, J., San Martín-Hernández, C., Ibarra-Rodríguez, J. R., Angulo-Escalante, M. Á., & García-Estrada, R. S. (2022). Biosíntesis inducida de fengicina y surfactina en una cepa de *Bacillus amyloliquefaciens* con actividad oomicetocida sobre zoosporas de *Phytophthora capsici*. *Revista Argentina de Microbiología*, (In press).
- Li, H., Cai, X., Gong, J., Xu, T., Ding, G.-c., & Li, J. (2019). Long-term organic farming manipulated rhizospheric microbiome and *Bacillus* antagonism against pepper blight (*Phytophthora capsici*). *Frontiers in Microbiology*, 10, 342.
- Li, Y., Feng, X., Wang, X., Zheng, L., & Liu, H. (2020). Inhibitory effects of *Bacillus licheniformis* BL06 on *Phytophthora capsici* in pepper by multiple modes of action. *Biological Control*, 144, 104210.
- Miao, J., Cai, M., Dong, X., Liu, L., Lin, D., Zhang, C., Pang, Z & Liu, X. (2016). Evaluación de la resistencia a oxatiapiprolina en *Phytophthora capsici* y detección de una mutación puntual (G769W) en PcORP1 que confiere resistencia. *Frontiers in Microbiology*, 7, 615.
- Morán-Díaz, M. E., Martínez de Alba, Á. E., Rubio, M. B., Hermosa, R., & Monte, E. (2021). *Trichoderma* and the Plant Heritable Priming Responses. *Journal of Fungi*, 7(4), 318.
- Moreira-Morrillo, A. A., Monteros-Altamirano, Á., Reis, A., & Garcés-Fiallos, F. R. (2022). *Phytophthora capsici* on *Capsicum* Plants: A Destructive Pathogen in Chili and Pepper Crops. In (Ed.), *Capsicum - New Perspective*. IntechOpen.
- Mukherjee, P. K., Horwitz, B. A., Herrera-Estrella, A., Schmoll, M., & Kenerley, C. M. (2013). *Trichoderma* research in the genome era. *Annual Review of Phytopathology*, 51, 105-129.
- Nguyen, X.-H., Naing, K.-W., Lee, Y.-S., Tindwa, H., Lee, G.-H., Jeong, B.-K., & Kim, K.-Y. (2012). Biocontrol potential of *Streptomyces griseus* H7602 against root rot disease (*Phytophthora capsici*) in pepper. *The Plant Pathology Journal*. 28(3), 282-289.
- Nguyen, X. H., Naing, K. W., Lee, Y. S., Kim, Y. H., Moon, J. H., & Kim, K. Y. (2015). Antagonism of antifungal metabolites from *Streptomyces griseus* H7602 against *Phytophthora capsici*. *Journal of Basic Microbiology*, 55(1), 45-53.
- Ortiz, E., & Camargo, L. (2005). Doenças da Nogueira Pecan. En H. Kimati, L. Amorin, A. Bergamin, L. Camargo, & J. Rezende, Manual de Fitopatologia (págs. 530-535). São Paulo: Agronômica Ceres Ltda.
- Özyilmaz, U., & Benlioglu, K. (2013). Enhanced biological control of *Phytophthora* blight of pepper by biosurfactant-producing *Pseudomonas*. *The Plant Pathology Journal*, 29(4), 418-426.
- Pal, K. K., & Gardener, B. M. (2006). Biological control of plant pathogens. *The Plant Health Instructor*.
- Pang, Z., Shao, J., Chen, L., Lu, X., Hu, J., Qin, Z., & Liu, X. (2013). Resistance to the novel fungicide pyrimorph in *Phytophthora capsici*: risk assessment and detection of point mutations in Cesa3 that confer resistance. *PLoS One*, 8(2), e56513.
- Park, K., Park, Y. S., Ahamed, J., Dutta, S., Ryu, H., Lee, S. H., Balaraju, K., Manir, M., & Moon, S. S. (2016). Elicitation of induced systemic resistance of chili pepper by iturin A analogs derived from *Bacillus vallismortis* EXTN-1. *Canadian Journal of Plant Science*, 96(4), 564-570.
- Paul, D., & Sarma, Y. R. (2006) Antagonistic effects of metabolites of *Pseudomonas fluorescens* strains on the different growth phases of *Phytophthora capsici*, foot rot pathogen of black pepper (*Piper nigrum* L.). *Archives of Phytopathology and Plant Protection*, 39(2), 113-118.
- Pedraza, L. A., López, C. E., & Uribe-Vélez, D. (2020). Mechanisms of action of *Bacillus* spp. (Bacillaceae) against phytopathogenic microorganisms during their interaction with plants. *Acta Biológica Colombiana*, 25(1), 112-125.
- Pieterse, C. M. J., Zamioudis, C., Berendsen, R. L., Weller, D. M., Van Wees, S. C. M., Bakker, P. A. H. M. (2014). Induced systemic resistance by beneficial microbes. *Annual Review of Phytopathology*, 52, 347-375.
- Poveda, J. (2021). *Trichoderma* as biocontrol agent against pests: New uses for a mycoparasite. *Biological Control*, 159, 104634.
- Quesada-Ocampo, L. M., & Hausbeck, M. K. (2010). Resistance in tomato and wild relatives to crown and root rot caused by *Phytophthora capsici*. *Phytopathology*, 100(6), 619-627.
- Ramírez, C., Soto, Z., Castro, L., Arauz, L. F., Uribe-Lorío, L., & Uribe, L. (2015). Efecto de cuatro rizobacterias promotoras de crecimiento sobre la pudrición basal causada por *Phytophthora capsici* en plantas de chile dulce (*Capsicum annuum*). *Agronomía Costarricense*, 39(Suppl. 1), 87-100.
- Ramírez-Valdespino, C.A., Casas-Flores, S., & Olmedo-Monfil, V. (2019). *Trichoderma* as a model to study effector-like molecules. *Frontiers in Microbiology*, 10, 1030.
- Reis, A., Paz-lima, M. L., Moita, A.W., Aguiar, F. M., Fonseca, M. E., Café-Filho, A. C., & Boiteux, L. S. (2018). A reappraisal of the natural and experimental host range of neotropical *Phytophthora capsici* isolates from Solanaceae, Cucurbitaceae, Rosaceae, and Fabaceae. *Journal of Plant Pathology*, 100, 215-223.
- Ristaino, J. B., & Johnston, S. A. (1999). Ecologically based approaches to management of *Phytophthora* blight on bell pepper. *Plant Disease*, 83(12), 1080-1089.
- Roskov, Y., Abucay, L., Orrell, T., Nicolson, D., Flann, C., et al. (2016). Species 2000 & ITIS Catalogue of Life, 2016 Annual Checklist.
- Salto, L. A., Corozo-Quiñónez, L., Pacheco-Coello, R., Santos-Ordóñez, E., Monteros-Altamirano, A., & Garcés-Fiallos, F. R. (2021). Tissue specific colonization of *Phytophthora capsici* in *Capsicum* spp.: molecular insights over plant-pathogen interaction. *Phytoparasitica*, 49, 113-122.
- Salto, L. A., Monteros-Altamirano, Á., Reis, A., Garcés-Fiallos, F. R. (2022). *Phytophthora capsici*: the diseases it causes and management strategies to produce healthier vegetable crops. *Horticultura Brasileira*, 40, 5-17.
- Sang, M. K., Shrestha, A., Kim, D. Y., Park, K., Pak, C. H., & Kim, K. D. (2013). Biocontrol of *Phytophthora* blight and anthracnose in pepper by sequentially selected antagonistic rhizobacteria against *Phytophthora capsici*. *The Plant Pathology Journal*, 29(2), 154-167.

- Segarra, G., Casanova, E., Bellido, D., Odena, M. A., Oliveira, E., & Trillas, I. (2007). Proteome, salicylic acid, and jasmonic acid changes in cucumber plants inoculated with *Trichoderma asperellum* strain T34. *Proteomics*, 7(21), 3943-3952.
- Segarra, G., Avilés, M., Casanova, E., Borrero, C., & Trillas, I. (2013). Effectiveness of biological control of *Phytophthora capsici* in pepper by *Trichoderma asperellum* strain T34. *Phytopathologia Mediterranea*, 52(1), 77-83.
- Serrano-Carreón, L., Hathout, Y., Bensoussan, M., & Belin, J. M. (1993). Metabolism of linoleic acid or mevalonate and 6-pentyl- α -pyrone biosynthesis by *Trichoderma* species. *Applied and Environmental Microbiology*, 59(9), 2945-2950.
- Shafi, J., Tian, H., & Ji, M. (2017). *Bacillus* species as versatile weapons for plant pathogens: a review. *Biotechnology & Biotechnological Equipment*, 31(3), 446-459.
- Sharma, V., Salwan, R., & Sharma, P.N. (2017). The comparative mechanistic aspects of *Trichoderma* and probiotics: scope for future research. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 100, 84-96.
- Shobha, M. S., Lakshmi, D. N., & Mahadeva M. S. (2019). Induction of systemic resistance by rhizobacterial and endophytic fungi against foot rot disease of *Piper nigrum* L. by increasing enzyme defense activity. *International Journal of Environment, Agriculture and Biotechnology*, 4(1), 86-98.
- Sid Ahmed, A., Pérez-Sánchez, C., Egea, C., & Candela, M. E. (1999). Evaluation of *Trichoderma harzianum* for controlling root rot caused by *Phytophthora capsici* in pepper plants. *Plant Pathology*, 48(1), 58-65.
- Syed-Ab-Rahman, S. F., Xiao, Y., Carvalhais, L. C., Ferguson, B. J., Schenk, P. M. (2019). Suppression of *Phytophthora capsici* infection and promotion of tomato growth by soil bacteria. *Rhizosphere*, 9, 72-75.
- Syed-Ab-Rahman, S. F., Chua, E. T., & Schenk, P. M. (2021). Characterisation and isolation of bioactive compounds of anti-oomycete bacterial isolates inhibiting the growth of *Phytophthora capsici*. *Australasian Plant Pathology*, 50, 651-659.
- Tančić-Živanov, S., Medić-Pap, S., Danojević, D., & Prvulović, D. (2020). Effect of *Trichoderma* spp. on growth promotion and antioxidative activity of pepper seedlings. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 63, e20180659.
- Thankappan, S., Narayanasamy, S., Sridharan, A. P., Binodh, A. K., Nirmala A., Parasuraman, P., & Uthandi, S. (2022). Rhizospheric volatiles in modulating induced systemic resistance against biotic stress: A new paradigm for future food security. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 120, 101852.
- Tomah, A. A., Alamer, I. S., Li, B., & Zhang, J. Z. (2020). A new species of *Trichoderma* and gliotoxin role: A new observation in enhancing biocontrol potential of *T. virens* against *Phytophthora capsici* on chili pepper. *Biological Control*, 145, 104261.
- Trinidad-Cruz, J. R., Rincón-Enríquez, G., Evangelista-Martínez, Z., & Quiñones-Aguilar, E. E. (2021). Biorational control of *Phytophthora capsici* in pepper plants using *Streptomyces* spp. *Revista Chapingo. Serie horticultura*, 27(2), 85-99.
- Tyśkiewicz, R., Nowak, A., Ozimek, E., & Jaroszuk-Ścisła, J. (2022). *Trichoderma*: the current status of its application in agriculture for the biocontrol of fungal phytopathogens and stimulation of plant growth. *International Journal of Molecular Sciences*, 23(4), 2329.
- Umadevi, P., Anandaraj, M. (2019). Proteomic analysis of the tripartite interaction between black pepper, *Trichoderma harzianum* and *Phytophthora capsici* provides insights into induced systemic resistance mediated by *Trichoderma* spp. *European Journal of Plant Pathology*, 154, 607-620.
- Wang, Z., Ni, X., Peng, Q., Hou, Y., Fang, Y., et al. (2018). The novel fungicide SYP-14288 acts as an uncoupler against *Phytophthora capsici*. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 147, 83-89.
- Yedidia, I., Benhamou, N., Kapulnik, Y., & Chet, I. (2000). Induction and accumulation of PR proteins activity during early stages of root colonization by the mycoparasite *Trichoderma harzianum* strain T-203. *Plant Physiology and Biochemistry*, 38(11), 863-873.
- Zhang, S., Gan, Y., & Xu, B. (2016). Application of plant-growth-promoting fungi *Trichoderma longibrachiatum* T6 enhances tolerance of wheat to salt stress through improvement of antioxidative defense system and gene expression. *Frontiers in Plant Science*, 7, 1405.
- Zohara, F., Akanda, M. A. M., Paul, N. C., Rahman, M., & Islam, M. T. (2016). Inhibitory effects of *Pseudomonas* spp. on plant pathogen *Phytophthora capsici* in vitro and in planta. *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology*, 5, 69-77.