



Artículo de revisión

El género *Bacillus* como agente de control biológico de plagas y patógenos para una agricultura sostenible

Fannie Isela Parra-Cota, Campo Experimental Norman E. Borlaug, Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias, CP. 85000, Ciudad Obregón, Sonora, México; **Isabeli Bruno**, Área de Agrometeorología, Ecofisiología y Tecnología de Alimentos, Instituto de Desarrollo Rural de Paraná (IAPAR-EMATER), Londrina 86047-902, Brasil; **Mónica García-Montelongo**, **Sebastián González-Villarreal**, Laboratorio Estatal de Salud Pública de Durango 34206, Nombre de Dios 1206, José Ángel Leal, Durango, México; **María Fernanda Villarreal-Delgado**, Sartorius de México, Libramiento Norte de Tepotzotlán, S/N Int. 5, CP 54605. Tepotzotlán, Estado de México; **Liliana Carolina Córdova-Albores**, Licenciatura en Agrobiotecnología. Centro Universitario del Sur. Universidad de Guadalajara. Enrique Arreola Silva No. 883. Ciudad Guzmán, Jalisco, México. C.P. 49000; **Alina Escalante-Beltrán**, **Sergio de los Santos-Villalobos***, Instituto Tecnológico de Sonora, 5 de Febrero 818 Sur, Col. Centro CP. 85000, Ciudad Obregón, Sonora, México.

*Autor de correspondencia:
Sergio de los Santos-Villalobos
sergio.delossantos@itson.edu.mx

Sección:
Número Especial

Recibido:
10 Julio, 2024
Aceptado:
08 Noviembre, 2024
Publicado:
19 Noviembre, 2024

Cita:
Parra-Cota FI, Bruno I, García-Montelongo M, González-Villarreal S, Villarreal-Delgado MF, et al., 2024. El género *Bacillus* como agente de control biológico de plagas y patógenos para una agricultura sostenible. Revista Mexicana de Fitopatología 42(4): 39. <https://doi.org/10.18781/R.MEX.FIT.2024-34>



RESUMEN

Antecedentes/Objetivo. Las bacterias del género *Bacillus* han sido estudiadas desde su descubrimiento en 1872, por su capacidad de sintetizar metabolitos de interés como las proteínas utilizadas para el control fitopatógenos. El objetivo de la presente investigación fue analizar las especies más destacadas del género *Bacillus*, así como los principales compuestos producidos por éstas, y las perspectivas en el empleo de este género bacteriano para el control de plagas y enfermedades.

Materiales y Métodos. Se realizó una exhaustiva búsqueda en artículos y libros científicos para reunir y analizar críticamente la información más relevante respecto al género *Bacillus* sobre su papel como agente de control biológico.

Resultados. El género *Bacillus* incluye más de 427 taxones, los cuales pueden clasificarse en distintos grupos, destacando entre los agentes de control biológico (ACB) el grupo de *Bacillus cereus*, que incluye a *B. cereus*, *B. anthracis*, y *B. thuringiensis* y el grupo *B. subtilis*, comprendido por *B. subtilis*, *B. licheniformis* y *B. pumilus*, principalmente. *B. thuringiensis*, a través de genes *cry*, posee mecanismos moleculares para sintetizar una inclusión cristalina durante la esporulación, que contiene proteínas conocidas como endotoxinas o proteínas Cry. *Bacillus subtilis* produce sustancias con un alto potencial de control biológico, como lo son los compuestos orgánicos volátiles, así como metabolitos secundarios bioactivos.

Conclusión. Es evidente el potencial del género *Bacillus* para ser empleados como agentes de control biológico, son muy utilizados para el desarrollo de distintos bioplaguicidas que presentan ventajas sobre otros productos, sin embargo, es necesario continuar realizando investigaciones desde el área *in vitro* en el laboratorio hasta el campo, para contribuir a garantizar su bioseguridad y efectividad.

Palabras clave: Bacterias benéficas, agricultura sostenible, biocontrol, mecanismos de acción.

INTRODUCCIÓN

El incremento de la población humana a nivel mundial y el impacto del cambio climático indica que la demanda de alimentos se duplicará para el año 2050, la cual actualmente se satisface en un 80% por el sector agrícola (FAO, 2017). Sin embargo, algunos de los factores que limitan la productividad y generan entre un 20 y 40% de pérdidas en la producción agrícola son las enfermedades en las plantas causadas por hongos, bacterias, virus y nemátodos) (de los Santos-Villalobos *et al.*, 2021; García-Montelongo *et al.*, 2023). Debido al interés emergente de controlar enfermedades de importancia agrícola, el estudio y uso de microorganismos promotores de crecimiento vegetal (MPCV), así como agentes de control biológico (ACB) ha crecido en las últimas décadas así como su empleo en la formulación de bioplaguicidas incorporados en el Manejo Integral de Plagas y Enfermedades (MIPE). Convencionalmente, las plagas y enfermedades de las plantas se controlan mediante el uso de pesticidas químicos que contribuyen al aumento de problemas ambientales y consumen un gran volumen de recursos (de los Santos-Villalobos *et al.*, 2021; Montoya-Martínez *et al.*, 2024).

Los microorganismos poseen una amplia diversidad de mecanismos de acción para proteger a las plantas y controlar patógenos. Algunos interactúan a través de competencia de espacio y nutrientes, parasitismo y antibiosis para interferir directamente con el patógeno, mientras que otras interacciones con las plantas se pueden dar por resistencia inducida (García-Montelongo *et al.*, 2023). Mediante la bioprospección de cepas seleccionadas como ACB se pueden identificar metabolitos de interés; éstos deben de ser identificados, caracterizados, purificados y con sus propiedades biológicas evaluadas, asimismo contar con un monitoreo en su actividad biocontroladora (Montoya-Martínez *et al.*, 2024).

Uno de los grupos de bacterias endofíticas y rizosféricas aisladas más estudiados son los bacilos, ya que han sido caracterizados como potenciales ACB. La síntesis de enzimas con actividad antibiótica (subtilina, subtilosina A, TasA, sublacina) es una de sus habilidades antagónicas, así como la producción de péptidos de origen

no ribosómico, los cuales son sintetizados por péptidos sintetasas no ribosómicas, como bacilena, bacilisina, clorotetaina, difficidina, micobacilina y algunas rizocitocinas (Orozco-Mosqueda *et al.*, 2021).

Actualmente, se ha reportado que *Bacillus* es el género con cepas más utilizadas para la producción de bioplaguicidas, componiendo más del 85% de los productos bacterianos comerciales, esto debido a su gran versatilidad metabólica que, mediante diversos mecanismos biológicos, le permite controlar plagas y enfermedades (Villarreal-Delgado *et al.*, 2018).

La presente revisión tiene como objetivo analizar críticamente el uso bacterias del género *Bacillus*, sus principales mecanismos de acción contra plagas y enfermedades en plantas, así como su implementación, sin riesgos a la bioseguridad, mediante el desarrollo de bioinoculantes, ya que el sustento científico de estos productos sobre sus mecanismos de acción, implicaciones ecológicas y de bioseguridad y su formulación son determinantes para el desarrollo de una agricultura sustentable.

EL GÉNERO *Bacillus*

El género *Bacillus* fue reportado por primera vez por Cohn (1872), quien lo describió como bacterias productoras de endosporas resistentes al calor (Villarreal-Delgado *et al.*, 2018). Este género bacteriano, perteneciente al Reino Bacteria; Filo Firmicutes; Clase Bacilli; Orden Bacillales y Familia Bacillaceae. Se caracteriza por su crecimiento aerobio o anaerobio facultativo, especies Gram positivas, morfología bacilar, movilidad flagelar, y tamaño variable (0.5 a 10 µm), crecimiento óptimo a pH neutro, un rango de temperatura óptima variable, aunque la mayoría de las especies son mesófilas (crecen entre 30 y 45 °C) (Figura 1). También destaca su capacidad de producir endosporas como mecanismo de resistencia, lo cual le confiere la capacidad de prevalecer en los ecosistemas aún bajo condiciones adversas (de los Santos-Villalobos *et al.*, 2018; San Miguel-González *et al.*, 2024).

Actualmente, este género incluye más de 427 taxones con un nombre válidamente publicado (Parte *et al.*, 2020). Los taxones, por su similitud genética, pueden clasificarse en distintos grupos, destacando entre los ACB el grupo de *Bacillus subtilis*, comprendido por *B. subtilis*, *B. licheniformis* y *B. pumilus*, y el grupo de *B. cereus*, que incluye a *B. cereus*, *B. anthracis*, y *B. thuringiensis*, principalmente; una amplia variedad de especies del género *Bacillus* ha mostrado actividad antagónica contra diferentes microorganismos fitopatógenos que afectan cultivos agrícolas como el maíz, el arroz, entre otros (Villarreal-Delgado *et al.*, 2018).

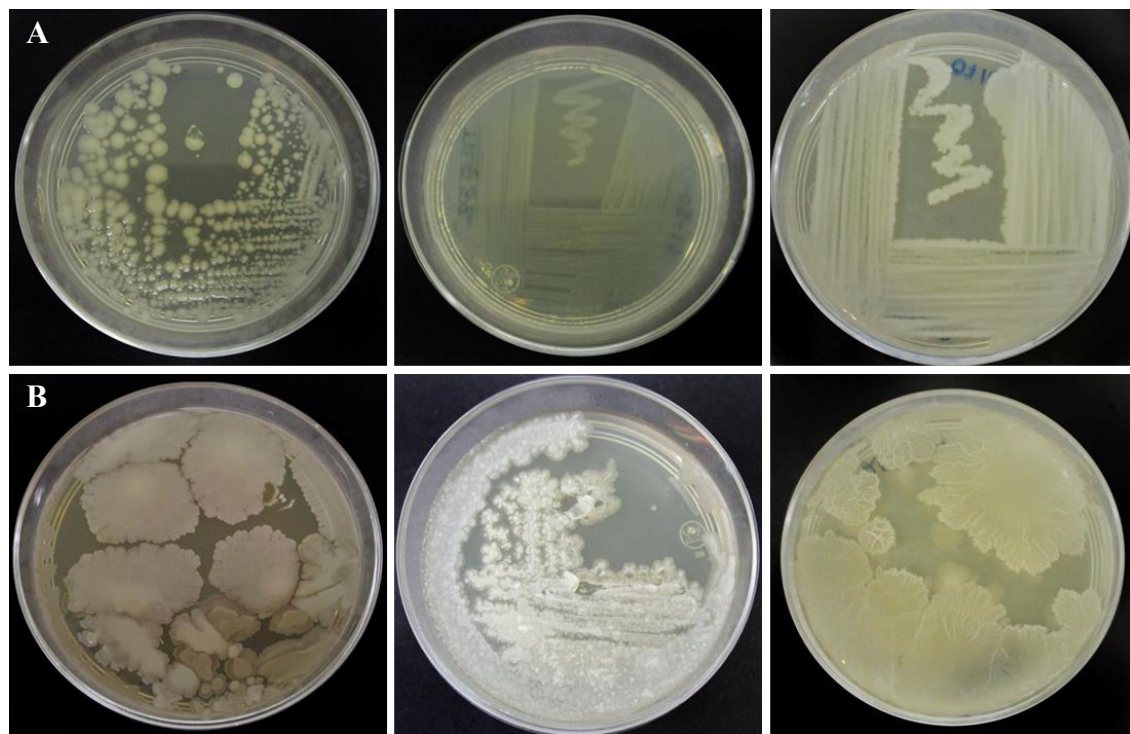


Figura 1. Características macroscópicas de *Bacillus cereus* (A) y *B. subtilis* (B), pertenecientes a la Colección de Microorganismos Edáficos y Endófitos Nativos, crecidas a 28 °C en agar nutritivo (COLMENA) (www.itson.edu.mx/COLMENA) (de los Santos-Villalobos *et al.*, 2018).

***Bacillus* COMO BIOINSECTICIDAS**

Los bioplaguicidas son un tipo particular de productos biológicos, enfocados en el control de plagas agrícolas a base de un microorganismo vivo o un producto natural (García De León y Mier, 2010). Éstos pueden ser clasificados en tres tipos de acuerdo con la sustancia activa: i) productos bioquímicos, ii) productos semi-químicos, y iii) microorganismos (Villarreal-Delgado *et al.*, 2018). El género *Bacillus* ha sido ampliamente estudiado debido a su capacidad de producir esporas, lo cual facilita su almacenamiento, encapsulación y posterior aplicación en campo, su amplia diversidad metabólica relacionada con su prevalencia en ecosistemas y su habilidad de reducir la incidencia de plagas y enfermedades en cultivos (Santoyo *et al.*, 2019; Valenzuela-Ruíz *et al.*, 2020).

***Bacillus thuringiensis* (Bt)**

Bacillus thuringiensis (Bt), a través de genes *cry*, posee mecanismos moleculares para producir toxinas; ésta sintetiza una inclusión cristalina durante la esporula-

ción, que contiene proteínas conocidas como endotoxinas o proteínas Cry (Sarwar, 2015).

Crickmore *et al.* (2016) han creado una base de datos especial para toxinas de *Bt*, la cual incluye enlaces a información sobre insectos hospedadores y se actualiza continuamente (<https://www.bpprc.org/> consultado el 30 de mayo de 2024), donde se han identificado y caracterizado alrededor de 950 genes de toxinas que codifican diferentes proteínas entomopatógenas en cepas de *Bt* aisladas de diversas partes del mundo (Galvis y Moreno, 2018). La mayoría de estas toxinas, producidas durante la fase de esporulación, son inclusiones parasporales; éstas contienen proteínas cristalinas conocidas como delta-endotoxinas, clasificadas en dos familias: Cry y Cyt (Jouzani *et al.*, 2017).

Las δ -endotoxinas (Cry) son tóxicas para una amplia variedad de plagas de insectos, como lepidópteros, coleópteros y dípteros (Maksimov *et al.*, 2020). *Bt* normalmente comprende una gran familia de varias subespecies, cada una categorizada por características filogenéticas y serotipadas distintas (como *Bt* subsp. *kurstaki*, *Bt* subsp. *aizawai*, *Bt* subsp. *tenebrionis*, *Bt* subsp. *isarelensis*, etc.); además, cada subespecie de *Bt* incluye múltiples cepas y serotipos (Bravo *et al.*, 2011).

Además de las proteínas Cry, se han descrito otras inclusiones proteicas denominadas proteínas Cyt, las cuales a diferencia de las proteínas Cry, tienen una mucho menor masa molecular (aproximadamente 27 kDa) y además presentan actividad citolítica (Bravo *et al.*, 2007). Actualmente se han reportado más de 300 genes *cry* de *Bt*, clasificándose en 73 familias Cry y 3 familias Cyt (Porcar & Juárez, 2004; Xu *et al.*, 2014). Tanto las proteínas Cry como las proteínas Cyt son producidas durante la fase de esporulación, y son conocidas por sus efectos tóxicos específicos sobre una gran variedad de invertebrados, principalmente dípteros, lepidópteros, coleópteros y nemátodos (Pérez-García *et al.*, 2011; Soberón *et al.*, 2007).

Las proteínas Cry son altamente específicas con respecto a su modo de acción, están presentes en los esporangios en una forma inactiva. Tras la autólisis del esporangio se liberan los cristales de proteína, los cuales una vez ingeridos por insectos susceptibles y digeridos parcialmente en el intestino medio del insecto, se vuelven tóxicos (Bravo *et al.*, 2011). El mecanismo de acción inicia una vez que las proteínas Cry son procesadas proteolíticamente a través de proteasas presentes en el intestino medio del hospedero, separando una sección de aminoácidos en la región N-terminal y en el extremo C-terminal (dependiendo de la naturaleza de la proteína Cry), liberando así fragmentos activos y tóxicos que interactúan con las proteínas receptoras presentes en células intestinales de la larva (Figura 2). Estos fragmentos son reconocidos por receptores específicos en la membrana, e insertados a través de la caderina, dando sucesión a una serie de señales para la formación de una estructura oligomérica pre-poro, y consecuentemente el poro lítico, por el cual se efectúa un desequilibrio osmótico, que finalmente destruye el epitelio intestinal y en consiguiente la muerte celular (Portela-Dussán *et al.*, 2013; Xu *et al.*, 2014).

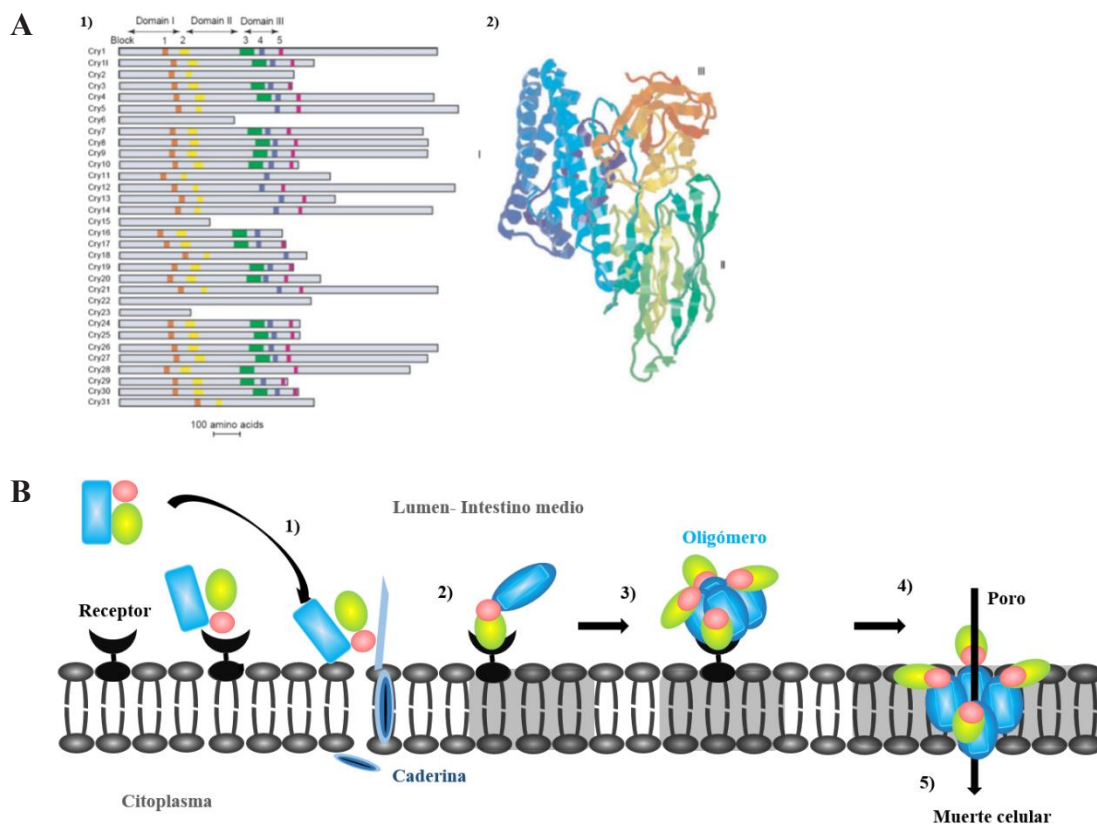


Figura 2. Proteínas Cry. 1-A) Estructura primaria, mostrando la organización de los dominios de miembros representativos de cada familia Cry, 2-A) Estructura terciaria conservada, mostrando las posiciones de los tres dominios. B) Mecanismo de acción de las proteínas Cry en insectos, iniciando una vez que las proteínas Cry son procesadas proteolíticamente por proteasas en el intestino medio del hospedero, separando una sección de aminoácidos en la región N-terminal y en el extremo C-terminal (dependiendo de la naturaleza de la proteína Cry), liberando así fragmentos activos y tóxicos que interactúan con las proteínas receptoras presentes en células intestinales del insecto. Modificado de Villarreal-Delgado *et al.*, 2018.; de Maagd *et al.*, 2001; Xu *et al.*, 2014.

Es importante mencionar que *Bt* no es el responsable de la muerte del insecto *per se*, sino que una vez que ocurre daño en el intestino del insecto, diversas bacterias del intestino pasan a la hemolinfa, y finalmente el insecto muere por septicemia. Este mecanismo de acción ha sido descrito en lepidópteros, y en otros órdenes como coleópteros, nemátodos y dípteros el mecanismo no ha sido elucidado en su totalidad (Vachon *et al.*, 2012). Los factores clave para este evento son la presencia de proteasas específicas, un ambiente alcalino y la presencia de receptores específicos en el intestino del insecto, lo cual explica que las toxinas solo son efectivas en un pequeño rango de hospedadores y, por lo tanto, a menudo tienen un efecto limitado en poblaciones no objetivo (Cawoy *et al.*, 2011). Además, los genes que

codifican las proteínas Cry/Cyt se activan durante la esporulación porque están controlados por una ARN polimerasa que también se sintetiza específicamente mientras se forman las esporas (Sanahuja *et al.*, 2011).

A pesar de la diversidad de secuencias de aminoácidos, todas las proteínas Cry comparten una estructura terciaria general similar, como se ha observado en las seis estructuras resueltas hasta ahora mediante cristalografía de rayos X (Cry1Aa, Cry2Aa, Cry3Aa, Cry3Bb, Cry4Aa y Cry4Ba); la porción C-terminal está involucrada en la formación de cristales, pero no es parte de la toxina madura, ya que gran parte de esta se escinde en el intestino del insecto; la porción N-terminal es la toxina misma, y comprende tres dominios: el dominio I es un conjunto de siete hélices α , seis de las cuales son anfipáticas y rodean a la séptima hélice hidrofóbica, este dominio es responsable de la inserción de la membrana y la formación de poros iónicos; el dominio II consta de tres hojas β antiparalelas con regiones de bucle expuestas; el dominio III es un β -sándwich (Figura 2); los dominios I y II confieren especificidad de unión al receptor, lo que ayuda a definir el rango de hospederos (Boonserm *et al.*, 2006). Por otra parte, las proteínas Cyt se unen directamente a la bicapa lipídica de las células intestinales y están conformadas por un solo dominio compuesto por una hoja β rodeada por dos hélices α (Cohen *et al.*, 2008, 2011).

Existen diversas investigaciones donde se ha reportado el potencial de las proteínas Cry para el control de plagas de importancia agrícola. Niedmann y Meza-Basso (2006), demostraron el potencial de *Bt* para el control de la polilla del tomate (*Tuta absoluta*), destacando que en ensayos en hojas de tomate adicionadas con concentrados de proteínas Cry extraídas de las cepas LM-11, LM-12, LM-14 y LM-33 de *Bt*, se logró la mortalidad entre un 20 y 60% de las larvas de *T. absoluta*. También, se han reportado investigaciones donde extractos de proteínas Cry obtenidos de las cepas LBIT-13, LBIT-44, LBIT-383, LBIT-418 y LBIT-428 de *Bt*, demostraron tener un efecto tóxico en el gusano cogollero del maíz (*Spodoptera frugiperda*) (Vázquez-Ramírez *et al.*, 2015).

El uso de *Bt* no se limita al control de plagas agrícolas, ya que su serovariedad *B. thuringiensis* subsp. *israelensis* (*Bti*) descubierta por Goldberg y Margalit (1977) en el desierto de Negev, en Israel, ha sido utilizada y comercializada por su alta actividad para el control de mosquitos y otros dípteros de importancia médica. *Bti* sintetiza tres proteínas Cry (Cry4A, Cry4B y Cry11A) y una proteína Cyt (Cyt1A), a dicho conjunto se le atribuye la alta toxicidad de *Bti*, así como la carencia de reportes de generación de resistencia en insectos susceptibles (da Silva Carvalho *et al.*, 2018).

Las proteínas insecticidas vegetativas (Vip por sus siglas en inglés) son otras proteínas interesantes derivadas de *Bt*, las cuales son producidas durante la etapa vegetativa de esta bacteria. Incluyen la toxina binaria Vip1 y Vip2 con especificidad contra coleópteros y Vip3 con un amplio espectro de actividad contra lepidópteros. Se ha demostrado el potencial insecticida de Vip1/Vip2 sobre diferentes

plagas como el coleóptero *Sitophilus zeamais*, conocido como la plaga de granos almacenados, y de Vip3 contra las larvas de lepidópteros, *Spodoptera frugiperda* y *Helicoverpa zea*, así como contra el gusano bellotero del algodón, *Helicoverpa armigera* (Mnif y Ghribi, 2015).

Otras toxinas insecticidas menos estudiadas de *Bt* incluyen las proteínas insecticidas secretadas (Sip, por sus siglas en inglés), las cuales son proteínas de aproximadamente 41 kDa con actividad reportada contra coleópteros, y las β -exotoxinas. Estas, al igual que las proteínas Sip, son secretadas durante la fase vegetativa, no obstante, las β -exotoxinas son metabolitos secundarios secretadas sólo por ciertas cepas de *Bt*. Su efecto tóxico no se limita a invertebrados, llegando a ser tóxicas contra mamíferos, por lo cual el uso de cepas de *Bt* capaces de sintetizar β -exotoxinas es restringido en diversas partes de América y Europa (Chattopadhyay y Banerjee, 2018; Liu *et al.*, 2014; Palma *et al.*, 2014).

Bacillus COMO BIOFUNGICIDAS

Los biofungicidas en general pueden definirse como microorganismos o compuestos naturales que tienen la capacidad de controlar patógenos causantes de las enfermedades en las plantas (Abbey *et al.*, 2019). Existen múltiples reportes respecto al modo de acción de los diversos agentes biofungicidas:

Competencia, en que el agente biofungicida compite por factores nutricionales (como nitrógeno o carbono) con hongos, limitando el crecimiento de estos.

Antibiosis, en que existe interacciones biológicas antagónicas entre organismos.

Parasitismo, simbiosis en la cual uno de los organismos subsiste del otro causándole deterioro.

Inducción de resistencia, mecanismo en el cual se induce a la planta adoptar medidas biológicas que evitan la propagación de patógenos (García-Montelongo *et al.*, 2023; Köhl *et al.*, 2019).

Los fungicidas formulados a base de cepas del género *Bacillus* ofrecen varias ventajas sobre otros microorganismos, ya que forman endosporas y pueden tolerar condiciones extremas de pH, temperatura y osmóticas, pudiendo colonizar la superficie de la raíz, aumentan el crecimiento de las plantas y causan la lisis del micelio fúngico (El-Bendary *et al.*, 2016).

Bacillus subtilis

Bacillus subtilis ha sido una de las especies más estudiadas y utilizadas por su producción de sustancias con un alto potencial de control biológico, como lo son los compuestos orgánicos volátiles, así como metabolitos secundarios bioactivos (Andrić *et al.*, 2020). Entre estas sustancias resaltan los lantibióticos, son péptidos de bajo peso molecular. Son antibióticos con un alto grado de actividad bactericida contra bacterias Gram positivas, siendo la subtilina el más estudiado en el caso de *B. subtilis*. Esta forma poros dependientes de voltaje en la membrana citoplásmica de bacterias susceptibles (Klein y Entian, 1994). Otros lantibióticos sintetizados por *B. subtilis* incluyen la plantazolicina, con alta selectividad contra *B. anthracis* y la ericina (Molohon *et al.*, 2016; Stein *et al.*, 2002). Existen diversos antibióticos sintetizados por *B. subtilis*, como lo son: bacitracina, la cual tiene actividad principalmente contra bacterias Gram positivas inhibiendo la síntesis de peptidoglicano; bacilisina, la cual cuenta con actividad contra bacterias y hongos, inhibe la síntesis de glucosamina, perturbando la formación de la pared celular microbiana; rizocitina, antibiótico con actividad principalmente contra hongos al inhibir la treonina sintasa, afectando la síntesis de proteínas en hongos susceptibles (Borisova *et al.*, 2010; Molohon *et al.*, 2016; Rajavel *et al.*, 2009; Stein *et al.*, 2002).

Entre el repertorio de proteínas de interés de *B. subtilis* también se encuentran las fengicidas e iturinas, las cuales tienen un efecto inhibitorio del crecimiento fúngico y actividad antagónica con la membrana celular de hongos (Caulier *et al.*, 2019). Otras sustancias sintetizadas por *B. subtilis* con actividad contra patógenos de plantas son los lipopéptidos, compuestos de bajo peso molecular con características anfífilas que proporciona protección a las plantas, al suprimir directamente el crecimiento de los agentes patógenos o induciendo resistencia sistémica en plantas hospederas (Hashem *et al.*, 2019). Cabe resaltar que las sustancias sintetizadas por *B. subtilis* no solo tienen actividad por sí mismas, también tienen la facultad de inducir una reacción inmune en plantas, volviéndolas menos susceptibles contra infecciones (Andrić *et al.*, 2020).

Las bacterias de la especie *Bacillus subtilis* son ampliamente estudiadas para el control biológico de microorganismos fitopatógenos, lo que facilita su uso racional; de esta manera, la Administración de Alimentos y Medicamentos de los Estados Unidos (USFDA) ha otorgado el estado “generalmente considerado como seguro” (GRAS, por sus siglas en inglés) a esta especie, siendo así, reconocido como no patógeno (Cawoy *et al.*, 2011). *B. subtilis* es una especie bacteriana ubicua en varios hábitats y cumple diversos nichos ecológicos. No tiene historial de patogenicidad por contacto en el ambiente, la cual ha mostrado ser un potencial agente de control biológico de hongos fitopatógenos y bacterias, mosquitos y nemátodos dañinos (Mnif y Ghribi, 2015; Ongena y Jacques, 2008). La supervivencia de *B. subtilis* en

la rizósfera y, por lo tanto, su alta eficacia como biopesticida es debido a su diversidad metabólica (enzimas líticas y compuestos antimicrobianos) y su capacidad para producir esporas (Cawoy *et al.*, 2011).

En diversos estudios se ha reportado el potencial larvicida de metabolitos (lipopéptidos) derivados de *B. subtilis*, los cuales se han empleado en formulaciones efectivas para el control de *Drosophila melanogaster*, los dípteros *Culex quinquefasciatus*, *Anopheles stephensi* y *Aedes aegypti*, así como los lepidópteros *Prays oleae*, *Spodoptera littoralis* y *Ephestia kuehniella* (Mnif y Ghribi, 2015). Geetha y Manonmani (2008), reportaron que las etapas pupales de *A. stephensi*, *C. quinquefasciatus* y *A. aegypti* [LC50: 2, 7.3 y 11.8 mg mL⁻¹, respectivamente] resultaron ser más susceptibles al lipopéptido mosquitocida que etapas larvarias [LC50: 19, 23 y 34 mg mL⁻¹, respectivamente]; un aspecto notable de estos compuestos insecticidas es el reporte de su estabilidad y que conservan su capacidad larvicida, pupicida y adulticida bajo condiciones como pH extremo, altas temperaturas, radiación solar/UV, así como a la acción de proteasas (Geetha y Manonmani, 2010; Ghribi *et al.*, 2012).

Por otra parte, se han reportado otras especies del género *Bacillus* con capacidad de control biológico. Por ejemplo, *Bacillus cereus* es una bacteria formadora de esporas, ampliamente distribuida en el suelo y utilizada como ACB. *B. cereus* es un patógeno facultativo natural del mosquito *A. aegypti*, el principal vector de chikungunya y dengue, ya que pueden colonizar los intestinos de las larvas del insecto. La actividad insecticida de *B. cereus* contra larvas de *A. aegypti* fue aproximadamente de un 90%, siendo la concentración letal (LC50) de 2.5 ± 0.71 mg mL⁻¹ (Radhika *et al.*, 2011). Además, nuevas especies de este género y con capacidades metabólicas interesantes podrían conducir a potenciales bioproductos antagonistas a fitopatógenos. *B. cabrialesii* es una nueva especie de *Bacillus*, caracterizada como endófito del cultivo de trigo, si bien ésta cepa ha mostrado biocontrol a *Bipolaris sorokiniana*, sus estrategias como promotora del crecimiento vegetal (solubilizadora de fósforo, productora de indoles, incremento de clorofila) podrían volver más interesante su aplicación, para disminuir la aplicación no sólo de pesticidas sintéticos, aunado a ello las dosis de fertilización (de los Santos-Villalobos *et al.*, 2018; Valenzuela-Aragón *et al.*, 2019; Villa-Rodríguez *et al.*, 2019).

USO COMERCIAL DE *Bacillus*

Los plaguicidas microbianos ofrecen ventajas frente a otros grupos de plaguicidas, incluidos los derivados de hongos y plantas y zooides, debido a que en general los organismos utilizados en los insecticidas microbianos son esencialmente no tóxicos y no patógenos para la vida silvestre, los seres humanos y otros organismos no estrechamente relacionados con la plaga objetivo. Además, no dañan al

medio ambiente y la calidad del agua y ofrecen una alternativa más eco-amigable que los plaguicidas químicos (Chandler *et al.*, 2011; Sarwar, 2015). Por otra parte, la mayoría de los insecticidas microbianos pueden usarse junto con insecticidas químicos sintéticos porque en la mayoría de los casos el producto microbiano no se desactiva o daña por efecto de los insecticidas convencionales (Mnif y Ghribi, 2015). Asimismo, pueden tener un efecto dual en los cultivos ya que la mayoría de los ACB poseen otros mecanismos, que mejoran la adquisición de nutrientes y/o el desarrollo de la planta, así como las propiedades del suelo, así como también muestran la capacidad de estimular la defensa y otros procesos fisiológicos de las plantas, que pueden hacer que los cultivos tratados sean más resistentes a una variedad de estrés bióticos y abióticos (Borriss, 2011; Sarwar, 2015). Además, los bioplaguicidas pueden usarse cuando las plagas hayan desarrollado resistencia a los pesticidas convencionales.

Un organismo debe cumplir varios requisitos antes de ser liberado al ambiente como potencial bioplaguicida, entre ellos destaca que i) debe ser altamente específico y efectivo contra la plaga objetivo, ii) demostrar el potencial para ser procesado con éxito mediante tecnología de producción continua, iii) estar disponible en formulaciones con una vida útil razonable, iv) mostrar estabilidad y ser inofensivo para el ser humano, la flora y fauna no objetivo (Menéndez y Paço, 2020). El género *Bacillus* ha sido utilizado como modelo de estudio para la agro-biotecnología por poseer distintas características (Figura 3).

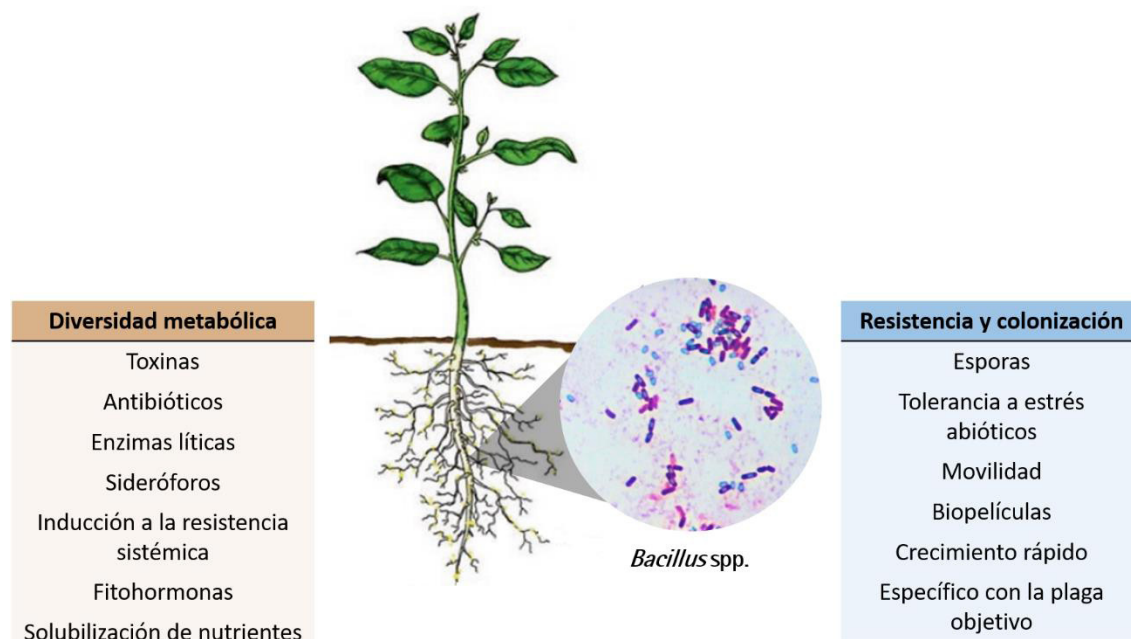


Figura 3. Características de interés de *Bacillus* spp. para la formulación de bioinoculantes.

Por ejemplo, *Bacillus thuringiensis* (*Bt*) se ha utilizado como bioplaguicida en la agricultura, la silvicultura y el control de vectores de enfermedades humanas. Sus ventajas son la toxicidad específica contra los insectos objetivo, la falta de residuos contaminantes y la seguridad para los organismos no objetivo, como mamíferos, aves, anfibios y reptiles (Sansinenea, 2012). Actualmente, los productos a base de *B. thuringiensis* representan más del 70% de los bioplaguicidas comercializados mundialmente (Figura 4) (Valenzuela Ruiz *et al.*, 2024). La mayoría de las formulaciones de *Bt* se obtienen de diferentes cepas, incluyendo *B. thuringiensis* subsp. *kurstaki* (*Btk*) cepa HD1 (Cry1Aa, Cry1Ab, Cry1Ac y Cry2Aa); *B. thuringiensis* subsp. *kurstaki* (*Btk*) cepa HD73 (Cry1Ac); *B. thuringiensis* subsp. *aizawai* cepa HD137 (Cry1Aa, Cry1B, Cry1Ca, y Cry1Da); *B. thuringiensis* subsp. *tenebrionis* (Cry3Aa) y *B. thuringiensis* subsp. *israelensis* (Cry4A, Cry4B, Cry11A y Cyt1A) (Mnif y Ghribi, 2015). En México, la aplicación de formulados a base de *Bt* representa una alternativa eficaz para el control de insectos, presentando un porcentaje de uso de 4 a 10% del total de insecticidas utilizados para los cultivos de maíz, algodón y hortalizas (Tamez Guerra *et al.*, 2001). Además, otras especies del género de *Bacillus*, tales como: *B. subtilis*, *B. cereus* y *B. licheniformis*, también han demostrado su potencial insecticida control plagas de cultivos agrícolas y vectores de enfermedades humanas (Villarreal-Delgado *et al.*, 2018).

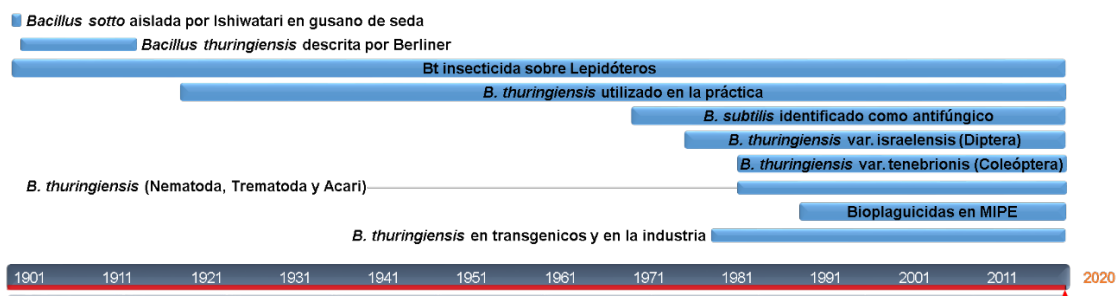


Figura 4. Evolución del género *Bacillus* como bioplaguicida en la industria.

En los últimos años, el mercado de la producción de plaguicidas químicos ha declinado un 2% anual, mientras que la producción de bioplaguicidas presenta un incremento anual del 20% (Cheng *et al.*, 2020). Entre las razones para el interés creciente en los bioplaguicidas, se encuentra la baja probabilidad de que los organismos patógenos desarrollen resistencia, la disminución en el descubrimiento de nuevos insecticidas, una mayor conciencia pública sobre los riesgos de los plaguicidas sintéticos, el incremento de estudios sobre la especificidad de los bioplaguicidas, avances en la producción y la tecnología de formulación y divulgación,

así como una mejor interacción con los productores y las autoridades reguladoras (Olson *et al.*, 2013; Olson, 2015).

Es importante destacar que la transición e integración de los bioplaguicidas en las prácticas agrícolas actuales deben cumplir con ciertos requisitos: a) efectividad contra la plaga o enfermedad, b) compatibilidad con otros métodos de control, c) bajo o nulo impacto ambiental, d) efecto duradero en el entorno, e) rentabilidad desde el punto de vista costo/beneficio, f) viabilidad técnica de su uso, y g) aceptación por parte de los productores y la sociedad en general. Por lo tanto, su uso presenta una oportunidad para impulsar el desarrollo y modernización de las prácticas agrícolas actuales, contribuyendo a la seguridad alimentaria mediante enfoques de bioseguridad (Villarreal-Delgado *et al.*, 2018).

RETOS ACTUALES Y FUTUROS DEL USO DEL GÉNERO *Bacillus* EN LA AGRICULTURA

Existen cuestiones claves para mejorar la eficacia de los bioplaguicidas y la consistencia de la protección, entre ellos destaca la correcta selección de cepas, ya que el método que más se utiliza actualmente es el cribado *in vitro*, debido a que es fácil de implementar. Este presenta el inconveniente de que generalmente no se toman en cuenta las condiciones ambientales de donde se utilizará, por lo cual es necesario optimizar el proceso de selección, utilizando métodos más realistas que incluyan la vinculación de observaciones en campo con parámetros comprobables (Cawoy *et al.*, 2011).

Otro aspecto que se debe considerar para mejorar la eficacia de los bioplaguicidas, es el agro-sistema, es decir, encontrar combinaciones adecuadas entre bioplaguicidas, plaguicidas químicos, fertilización de plantas, prácticas agrícolas como diferentes tipos de labranza, así como integrarlos en un MIPE que incluya prácticas de cultivo, resistencia de la planta, control químico y otros ACB (Cawoy *et al.*, 2011; Pérez-García *et al.*, 2011; Van Der Heijden *et al.*, 2008). Los métodos de formulación y aplicación también son aspectos claves a considerar que influyen directamente en la eficacia de los bioplaguicidas. Para ello es importante realizar investigaciones sobre sus aplicaciones en ambientes específicos, así como adicionar a las formulaciones compuestos u otros microorganismos que sean biocompatibles y optimicen la actividad de control biológico (Cawoy *et al.*, 2011; Correa *et al.*, 2009). Asimismo, es necesario estudiar la tolerancia al calor, la desecación, la exposición a la radiación ultravioleta, así como otros tipos de estrés que pudiesen reducir la efectividad de los insecticidas microbianos, en consecuencia, se necesitan procedimientos especiales de formulación, aplicación y almacenamiento para algunos plaguicidas microbianos (Chandler *et al.*, 2011).

Por lo tanto, podemos precisar que cada ACB es un organismo particular que efectúa su acción de forma específica, donde los estudios de cada cepa microbiana

seleccionada se deben profundizar, con el objetivo de incrementar el conocimiento sobre la forma de potenciar su control biológico mediante una formulación efectiva, considerando aspectos de riesgo ecológico y la bioseguridad para el agro-sistema. Por ello también es necesario profundizar en la correcta identificación del ACB, para descartar el uso de cepas patogénicas para el ser humano. Particularmente, dentro del grupo de *Bacillus cereus*, que incluye especies como *B. cereus*, *B. thuringiensis*, *B. anthracis*, *B. mycoides*, *B. pseudomycoides*, *B. cytotoxicus* y *B. weihenstephanensis*, algunas cepas han sido identificadas como patógenos para humanos (Villarreal-Delgado *et al.*, 2018).

La virulencia de estas especies se ha asociado principalmente con la presencia de dos toxinas, la hemolisina BL (HBL) y la toxina entérica no hemolítica (NHE), que forman un complejo proteico (Kim *et al.*, 2015). Además, en cepas patógenas se han identificado otras toxinas, incluyendo la citotoxina K (*cytK*), enterotoxina FM (*entFM*), enterotoxina S (*entS*) y enterotoxina T (*bceT*). También están implicados en la patogenicidad de estas cepas productos de otros genes, como la hemolisina A (*hlyA*), hemolisina II y III (*hlyI*, *hlyII*), cereolisina A y B (*cerA*, *cerB*), y el factor transcripción pleiotrópico (*pclR*) (Ceuppens *et al.*, 2013).

La clasificación y diferenciación de especies dentro del grupo de *Bacillus cereus* se ha realizado utilizando el gen 16S RNAr y otras características como i) virulencia (*B. cereus*), ii) contenido de plásmidos (*B. anthracis* y *B. thuringiensis*), iii) condiciones de crecimiento (*B. cytotoxicus* y *B. weihenstephanensis*) y iv) características morfológicas (*B. mycoides* y *B. pseudomycoides*). Sin embargo, la diferenciación entre especies estrechamente relacionadas, como *B. cereus*, *B. anthracis* y *B. thuringiensis*, es limitada cuando se usan factores de virulencia y contenido de plásmidos debido a la pérdida y transferencia de estos elementos a lo largo de su historia evolutiva (Hoffmaster *et al.*, 2006; Liu *et al.*, 2015). Recientemente, estudios comparativos de genomas completos utilizando hibridación digital de ADN (dDDH) revelaron una amplia distribución de genes *cry* y plásmidos tipo pXO en miembros de este grupo. Estos estudios demostraron que hay una baja correlación entre la posición filogenética y la presencia o ausencia de estos plásmidos, además demostraron que el análisis multilocus (MLST) tiene una baja resolución para la diferenciación a nivel de especies (Liu *et al.*, 2015).

Para la selección y comercialización de ACB de estas especies es necesaria su correcta identificación y la determinación de su virulencia para el ser humano. La detección del riesgo potencial de estas especies se puede llevar a cabo mediante estudios de taxonomía, actividad β -hemolítica y detección con marcadores moleculares de virulencia definidos, pero la única alternativa precisa de clasificar y determinar su virulencia es mediante el estudio de genómica comparativa utilizando genomas completos. Sin embargo, es importante considerar que son herramientas costosas, pero a medida que las secuencias de genomas completos se encuentren

disponibles se podrán realizar estudios más profundos para garantizar el uso de cepas bioseguras en la agricultura.

Por otra parte, debido a que el uso de bioplaguicidas ha adquirido gran relevancia en el sector agrícola, lo cual generalmente implica la aplicación de altas poblaciones del microorganismo de interés con el objetivo de potenciar su establecimiento y colonización, es necesario que se realicen estudios sobre el impacto ecológico de la introducción de un ACB a los agro-sistemas. Esto debido a que bajo ciertas condiciones pudiesen ocasionar cambios en las comunidades microbianas con resultados agro-ecológicamente impredecibles, aún más cuando se inoculan ACB, ya que generalmente su actividad biológica no es específica o selectiva para el agente fitopatógeno en cuestión, lo cual puede generar cambios impredecibles en la estructura microbiana de dichos agro-sistemas (Trabelsi y Mhamdi, 2013). De esta manera, es importante dar seguimiento al impacto de la inoculación de agentes de control biológico sobre la estructura y composición de las comunidades microbianas en los agro-sistemas, con el objetivo de garantizar el equilibrio ecológico, además del efecto insecticida buscado.

AGRADECIMIENTOS

Los autores(as) agradecen al Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP) por el financiamiento al Proyecto de Investigación “Los microorganismos nativos del suelo como una estrategia para incrementar la tolerancia a estrés biótico y abiótico en cereales” (11175835959). También agradecen los fondos otorgados por el Instituto Tecnológico de Sonora (PROFAPI_2024_0001), así como a los integrantes del Laboratorio de Biotecnología del Recurso Microbiano (www.itson.mx/LBRM).

LITERATURA CITADA

- Abbey JA, Percival D, Abbey L, Asiedu SK, Prithiviraj B and Schilder A. 2019. Biofungicides as alternative to synthetic fungicide control of grey mould (*Botrytis cinerea*)—prospects and challenges. *Biocontrol Science and Technology*, 29(3), 241–262. <https://doi.org/10.1080/09583157.2018.1548574>
- Andrić S, Meyer T and Ongena M. 2020. *Bacillus* Responses to Plant-Associated Fungal and Bacterial Communities. In *Frontiers in Microbiology* (Vol. 11). Frontiers Media S.A. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.01350>
- Boonserm P, Mo M, Angsuthanasombat C and Lescar J. 2006. Structure of the functional form of the mosquito larvicidal Cr-4Aa toxin from *Bacillus thuringiensis* at a 2.8-angstrom resolution. *Journal of Bacteriology*, 188(9), 3391–3401. <https://doi.org/10.1128/JB.188.9.3391-3401.2006>
- Borisova SA, Circello BT, Zhang JK, van der Donk WA and Metcalf WW. 2010. Biosynthesis of Rhizocticins, Antifungal Phosphonate Oligopeptides Produced by *Bacillus subtilis* ATCC6633. *Chemistry and Biology*, 17(1), 28–37. <https://doi.org/10.1016/j.chembiol.2009.11.017>

- Borriss R. 2011. Use of Plant-Associated *Bacillus* Strains as Biofertilizers and Biocontrol Agents in Agriculture. In European Journal of Plant Pathology (Vol. 2011, pp. 41–76). Institute for Ionics. https://doi.org/10.1007/978-3-642-20332-9_3
- Bravo A, Gill SS and Soberón M. 2007. Mode of action of *Bacillus thuringiensis* Cry and Cyt toxins and their potential for insect control. *Toxicon*, 49(4), 423–435. <https://doi.org/10.1016/j.toxicon.2006.11.022>
- Bravo A, Likitvivatanavong S, Gill SS and Soberón M. 2011. *Bacillus thuringiensis*: A story of a successful bioinsecticide. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 41(7), 423–431. <https://doi.org/10.1016/j.ibmb.2011.02.006>
- Caulier S, Nannan C, Gillis A, Licciardi F, Bragard C and Mahillon J. 2019. Overview of the antimicrobial compounds produced by members of the *Bacillus subtilis* group. In *Frontiers in Microbiology* (Vol. 10, Issue FEB). Frontiers Media S.A. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.00302>
- Cawoy H, Bettiol W, Fickers P and Ongena M. 2011. *Bacillus*-Based Biological Control of Plant Diseases. In M. Stoytcheva (Ed.), *Pesticides in the modern world-pesticides use and management* (pp. 273–302). InTech. <https://doi.org/10.5772/17184>
- Ceuppens S, Boon N and Uyttendaele M. 2013. Diversity of *Bacillus cereus* group strains is reflected in their broad range of pathogenicity and diverse ecological lifestyles. *FEMS Microbiology Ecology*, 84(3), 433–450. <https://doi.org/10.1111/1574-6941.12110>
- Chandler D, Bailey AS, Tatchell MG, Davidson G, Greaves J and Grant WP. 2011. The development, regulation and use of bio-pesticides for integrated pest management. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366(1573), 1987–1998. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0390>
- Chattopadhyay P and Banerjee G. 2018. Recent advancement on chemical arsenal of *Bt* toxin and its application in pest management system in agricultural field. In *3 Biotech* (Vol. 8, Issue 4). Springer Verlag. <https://doi.org/10.1007/s13205-018-1223-1>
- Cheng XL, Liu CJ and Yao JW. 2010. The current status, development trend and strategy of the bio-pesticide Industry in China. *Hubei Agricultural Sciences*. 49(9): 2287-2290.
- Cohen S, Albeck S, Ben-Dov E, Cahan R, Firer M, Zaritsky A and Dym O. 2011. Cyt1Aa toxin: Crystal structure reveals implications for its membrane-perforating function. *Journal of Molecular Biology*, 413(4), 804–814. <https://doi.org/10.1016/j.jmb.2011.09.021>
- Cohen S, Dym O, Albeck S, Ben-Dov, E, Cahan R, Firer M and Zaritsky A. 2008. High-Resolution Crystal Structure of Activated Cyt2Ba Monomer from *Bacillus thuringiensis* subsp. *israelensis*. *Journal of Molecular Biology*, 380(5), 820–827. <https://doi.org/10.1016/j.jmb.2008.05.010>
- Correa OS, Montecchia MS, Berti MF, Fernández Ferrari MC, Pucheu NL, Kerber NL and García AF. 2009. *Bacillus amyloliquefaciens* BNM122, a potential microbial biocontrol agent applied on soybean seeds, causes a minor impact on rhizosphere and soil microbial communities. *Applied Soil Ecology*, 41(2), 185–194. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2008.10.007>
- da Silva Carvalho K, Crespo MM, Araújo AP, da Silva RS, de Melo-Santos MAV, de Oliveira CMF and Silva-Filha MHNL. 2018. Long-term exposure of *Aedes aegypti* to *Bacillus thuringiensis* svar. *israelensis* did not involve altered susceptibility to this microbial larvicide or to other control agents. *Parasites and Vectors*, 11(1). <https://doi.org/10.1186/s13071-018-3246-1>
- de los Santos Villalobos S, Robles RI, Parra Cota FI, Larsen J, Lozano P and Tiedje JM. 2019. *Bacillus cabrialesii* sp. Nov., an endophytic plant growth promoting bacterium isolated from wheat (*Triticum turgidum* subsp. *durum*) in the Yaqui Valley, Mexico. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 69(12), 3939–3945. <https://doi.org/10.1099/ijsem.0.003711>
- de los Santos-Villalobos S, Díaz-Rodríguez AM, Ávila-Mascareño MF, Martínez-Vidales AD and Parra-Cota FI. 2021. COLMENA: A culture collection of native microorganisms for harnessing the agro-biotechnological potential in soils and contributing to food security. In *Diversity* (Vol. 13, Issue 8). MDPI. <https://doi.org/10.3390/d13080337>
- de los Santos-Villalobos S, Parra-Cota FI, Herrera-Sepúlveda A, Valenzuela-Aragón B. and Estrada-Mora JC. 2018. Colección de microorganismos edáficos y endófitos nativos para contribuir a la seguridad alimentaria nacional. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*, 9(1), 191–202. www.itson.mx/colmena
- de Maagd RA, Bravo A and Crickmore N. 2001. How *Bacillus thuringiensis* has evolved specific toxins to colonize the insect world. *TRENDS in Genetics*, 17(4), 193–199.
- El-Bendary MA, Hamed HA and Moharam ME. 2016. Potential of *Bacillus* isolates as bio-control agents against some fungal phytopathogens. *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology*, 5, 173–178. <https://doi.org/10.1016/j.bcab.2016.02.001>
- FAO. 2017. The Future of Food and Agriculture- Trends and Challenges. Food and Agriculture Organization of the United Nations.

- Galvis F and Moreno L. 2018. Identification of CryI genes in *Bacillus thuringiensis* isolates and their toxic effect against *Milax gaga-*
tes, plague in lettuce (*Lactuca sativa*). *Revista Chapingo, Serie Horticultura*, 24(2). <https://doi.org/10.5154/r.rchsh.2017.07.025>
- García De León S and Mier T. 2010. Visión general de la producción y aplicación de bioplaguicidas en México. *Sociedades Rurales,*
Producción y Medio Ambiente, 10(20), 37–63.
- García-Montelongo AM, Montoya-Martínez AC, Morales-Sandoval PH, Parra-Cota FI and de los Santos-Villalobos S. 2023. Bene-
ficial Microorganisms as a Sustainable Alternative for Mitigating Biotic Stresses in Crops. *Stresses*, 3(1), 210–228. <https://doi.org/10.3390/stresses3010016>
- Geetha I and Manonmani AM. 2010. Surfactin: A novel mosquitocidal biosurfactant produced by *Bacillus subtilis* ssp. *subtilis*
(VCRC B471) and influence of abiotic factors on its pupicidal efficacy. *Letters in Applied Microbiology*, 51(4), 406–412. <https://doi.org/10.1111/j.1472-765X.2010.02912.x>
- Ghribi D, Elleuch M, Abdelkefi L and Ellouze-Chaabouni S. 2012. Evaluation of larvicidal potency of *Bacillus subtilis* SPB1 bio-
surfactant against *Ephestia kuehniella* (Lepidoptera: Pyralidae) larvae and influence of abiotic factors on its insecticidal activity.
Journal of Stored Products Research, 48, 68–72. <https://doi.org/10.1016/j.jspr.2011.10.002>
- Hashem A, Tabassum B and Fathi Abd_Allah E. 2019. *Bacillus subtilis*: A plant-growth promoting rhizobacterium that also impacts
biotic stress. In *Saudi Journal of Biological Sciences* (Vol. 26, Issue 6, pp. 1291–1297). Elsevier B.V. <https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2019.05.004>
- Hoffmaster AR, Hill KK, Gee JE, Marston CK, De BK, Popovic T, Sue D, Wilkins PP, Avashia SB, Drumgoole R, Helma CH,
Ticknor LO, Okinaka RT and Jackson PJ. 2006. Characterization of *Bacillus cereus* isolates associated with fatal pneumonias:
Strains are closely related to *Bacillus anthracis* and Harbor *B. anthracis* virulence genes. *Journal of Clinical Microbiology*,
44(9), 3352–3360. <https://doi.org/10.1128/JCM.00561-06>
- Jouzani GS, Valijanian E and Sharafi R. 2017. *Bacillus thuringiensis*: a successful insecticide with new environmental features
and tidings. In *Applied Microbiology and Biotechnology* (Vol. 101, Issue 7, pp. 2691–2711). Springer Verlag. <https://doi.org/10.1007/s00253-017-8175-y>
- Kim MJ, Han JK, Park JS, Lee JS, Lee SH, Cho JI and Kim KS. 2015. Various enterotoxin and other virulence factor genes wides-
pread among bacillus cereus and *Bacillus thuringiensis* strains. *Journal of Microbiology and Biotechnology*, 25(6), 872–879.
<https://doi.org/10.4014/jmb.1502.02003>
- Kim YJ, Kim HS, Kim KY, Chon JW, Kim DH and Seo, KH. 2016. High Occurrence Rate and Contamination Level of *Baci-*
llus cereus in Organic Vegetables on Sale in Retail Markets. *Fodborne Pathogens and Disease*, 13(12), 656–660. <https://doi.org/10.1089/fpd.2016.2163>
- Klein C and Entian KD. 1994. Genes Involved in Self-Protection against the Lantibiotic Subtilin Produced by *Bacillus subtilis*
ATCC 6633. In *Applied and Environmental Microbiology*. <https://journals.asm.org/journal/aem>
- Köhl J, Kolnaar R and Ravensberg WJ. 2019. Mode of action of microbial biological control agents against plant diseases: Rele-
vance beyond efficacy. In *Frontiers in Plant Science* (Vol. 10). Frontiers Media S.A. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00845>
- Liu X, Ruan L, Peng D, Li L, Sun M and Yu Z. 2014. Thuringiensin: A thermostable secondary metabolite from *Bacillus thuringien-*
sis with insecticidal activity against a wide range of insects. *Toxins*, 6(8), 2229–2238. <https://doi.org/10.3390/toxins6082229>
- Liu Y, Lai Q, Göker M, Meier-Kolthoff JP, Wang M, Sun Y, Wang L and Shao Z. 2015. Genomic insights into the taxonomic status
of the *Bacillus cereus* group. *Scientific Reports*, 5. <https://doi.org/10.1038/srep14082>
- Maksimov IV, Blagova DK, Veselova SV, Sorokan AV, Burkhanova GF, Cherepanova EA, Sarvarova ER, Rummyantsev SD, Alek-
seev VY and Khayrullin RM. 2020. Recombinant *Bacillus subtilis* 26DCryChS line with gene Btery1Ia encoding CryIIa toxin
from *Bacillus thuringiensis* promotes integrated wheat defense against pathogen *Stagonospora nodorum* Berk. and greenbug
Schizaphis graminum Rond. *Biological Control*, 144. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2020.104242>
- Menéndez E and Paço A. 2020. Is the application of plant probiotic bacterial consortia always beneficial for plants? Exploring
synergies between rhizobial and non-rhizobial bacteria and their effects on agro-economically valuable crops. In *Life* (Vol. 10,
Issue 3). MDPI AG. <https://doi.org/10.3390/life10030024>
- Mnif I and Ghribi D. 2015. Potential of bacterial derived biopesticides in pest management. *Crop Protection*, 77, 52–64. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2015.07.017>

- Molohon KJ, Blair PM, Park S, Doroghazi JR, Maxson T, Hershfield JR, Flatt KM, Schroeder NE, Ha T and Mitchell DA. 2016. Plantazolicin Is an Ultranarrow-Spectrum Antibiotic That Targets the *Bacillus anthracis* Membrane. *ACS Infectious Diseases*, 2(3), 207–220. <https://doi.org/10.1021/acsinfecdis.5b00115>
- Montoya-Martínez AC, Valenzuela-Ruiz V, Ortega-Urquieta ME, Parra-Cota FI and de los Santos-Villalobos S. 2024. Genomic mining for the identification of promising mechanisms of bioactivity in biological control agents. In *Biocontrol Agents for Improved Agriculture* (pp. 143–163). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/b978-0-443-15199-6.00018-x>
- Ongena M and Jacques P. 2008. *Bacillus* lipopeptides: versatile weapons for plant disease biocontrol. In *Trends in Microbiology* (Vol. 16, Issue 3, pp. 115–125). Elsevier Ltd. <https://doi.org/10.1016/j.tim.2007.12.009>
- Orozco-Mosqueda M del C, Flores A, Rojas-Sánchez B, Urtis-Flores CA, Morales-Cedeño LR, Valencia-Marin MF, Chávez-Avila S, Rojas-Solis D and Santoyo G. 2021. Plant growth-promoting bacteria as bioinoculants: Attributes and challenges for sustainable crop improvement. In *Agronomy* (Vol. 11, Issue 6). MDPI AG. <https://doi.org/10.3390/agronomy11061167>
- Palma L, Muñoz D, Berry C, Murillo J and Caballero P. 2014. Draft genome sequences of two *Bacillus thuringiensis* strains and characterization of a putative 41.9-kDa insecticidal toxin. *Toxins*, 6(5), 1490–1504. <https://doi.org/10.3390/toxins6051490>
- Parte AC, Carbasse JS, Meier-Kolthoff JP, Reimer LC and Göker M. 2020. List of prokaryotic names with standing in nomenclature (LPSN) moves to the DSMZ. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 70(11), 5607–5612. <https://doi.org/10.1099/ijsem.0.004332>
- Pérez-García A, Romero D and de Vicente A. 2011. Plant protection and growth stimulation by microorganisms: Biotechnological applications of Bacilli in agriculture. *Current Opinion in Biotechnology*, 22(2), 187–193. <https://doi.org/10.1016/j.copbio.2010.12.003>
- Porcar M. and Juárez V. 2004. Aislamiento y establecimiento de una colección de *Bacillus thuringiensis*. In: *Bacillus thuringiensis* en el control biológico, (Bravo A and Cerón J, eds). Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia.
- Portela-Dussán DD, Chaparro-Giraldo A and López-Pazos SA. 2013. La biotecnología de *Bacillus thuringiensis* en la agricultura. *Nova*, 11(20), 87–96. <https://doi.org/https://doi.org/10.22490/24629448.1031>
- Raaijmakers JM, de Bruijn I, Nybroe O and Ongena M. 2010. Natural functions of lipopeptides from *Bacillus* and *Pseudomonas*: More than surfactants and antibiotics. *FEMS Microbiology Reviews*, 34(6), 1037–1062. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6976.2010.00221.x>
- Radhika D, Ramathilaga A, Prabu CS and Murugesan AG. 2011. Evaluation of larvicidal activity of soil microbial isolates (*Bacillus* and *Acinetobacter* Sp.) against *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae)-the vector of Chikungunya and Dengue. *Proceedings of the International Academy of Ecology and Environmental Sciences*, 1(3–4), 169–178. www.iaees.org
- Rajavel M, Mitra A and Gopal B. 2009. Role of *Bacillus subtilis* BacB in the synthesis of bacilysin. *Journal of Biological Chemistry*, 284(46), 31882–31892. <https://doi.org/10.1074/jbc.M109.014522>
- San Miguel-González GJ, Alemán-Huerta ME, Ramírez-Charles GB and Navarro-Díaz DP. 2024. *Bacillus*: Una bacteria versátil, multifuncional y ampliamente aplicada. *Biología y Sociedad*, 7(13), 73–81.
- Sanahuja G, Banakar R, Twyman RM, Capell T and Christou P. 2011. *Bacillus thuringiensis*: A century of research, development and commercial applications. *Plant Biotechnology Journal*, 9(3), 283–300. <https://doi.org/10.1111/j.1467-7652.2011.00595.x>
- Sansinenea E. 2012. Discovery and Description of *Bacillus thuringiensis*. In *Bacillus thuringiensis* Biotechnology (Vol. 9789400730212, pp. 3–18). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-007-3021-2_1
- Santoyo G, Sánchez-Yáñez JM and de los Santos-Villalobos S. 2019. Methods for Detecting Biocontrol and Plant Growth-Promoting Traits in Rhizobacteria. In *Methods in Rhizosphere Biology Research* (pp. 133–149). https://doi.org/10.1007/978-981-13-5767-1_8
- Sarwar M. 2015. Biopesticides: An Effective and Environmental Friendly Insect-Pests Inhibitor Line of Action. *International Journal of Engineering and Advanced Research Technology*, 1(2), 10–15.
- Soberón M, Fernández LE, Pérez C, Gill SS and Bravo A. 2007. Mode of action of mosquitocidal *Bacillus thuringiensis* toxins. *Toxicon*, 49(5), 597–600. <https://doi.org/10.1016/j.toxicon.2006.11.008>
- Stein T, Borchert S, Conrad B, Feesche J, Hofemeister B, Hofemeister J and Entian KD. 2002. Two different lantibiotic-like peptides originate from the ericin gene cluster of *Bacillus subtilis* A1/3. *Journal of Bacteriology*, 184(6), 1703–1711. <https://doi.org/10.1128/JB.184.6.1703-1711.2002>

- Stone KJ and Stromingert JL. 1971. Mechanism of Action of Bacitracin: Complexation with Metal Ion and C55-Isoprenyl Pyrophosphate (molecular model/chelating agents/ternary complex/cell wall synthesis/peptidoglycan). Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 68(12), 3223–3227.
- Tamez Guerra P, Galán Wong LJ, Medrano Roldán H, García Gutiérrez C, Rodríguez Padilla C, Gómez Flores RA and Tamez Guerra RS. 2001. Bioinsecticidas: su empleo, producción y comercialización en México. Ciencia UANL, 4(2), 143–152.
- Trabelsi D and Mhamdi R. 2013. Microbial inoculants and their impact on soil microbial communities: A review. BioMed Research International, 2013. <https://doi.org/10.1155/2013/863240>
- Vachon V, Laprade R and Schwartz JL. 2012. Current models of the mode of action of *Bacillus thuringiensis* insecticidal crystal proteins: A critical review. In Journal of Invertebrate Pathology (Vol. 111, Issue 1, pp. 1–12). <https://doi.org/10.1016/j.jip.2012.05.001>
- Valenzuela Ruiz V, Gándara-Ledezma A, Villarreal-Delgado MF, Villa-Rodríguez ED, Parra-Cota FI, Santoyo G, Gómez-Godínez LJ, Cira Chávez LA and de los Santos-Villalobos S. 2024. Regulation, Biosynthesis, and Extraction of *Bacillus*-Derived Lipopeptides and Its Implications in Biological Control of Phytopathogens. In Stresses (Vol. 4, Issue 1, pp. 107–132). Multidisciplinary Digital Publishing Institute (MDPI). <https://doi.org/10.3390/stresses4010007>
- Valenzuela-Aragón B, Parra-Cota FI, Santoyo G, Arellano-Wattenbarger GL and de los Santos-Villalobos S. 2019. Plant-assisted selection: a promising alternative for in vivo identification of wheat (*Triticum turgidum* L. subsp. *Durum*) growth promoting bacteria. Plant and Soil, 435(1–2), 367–384. <https://doi.org/10.1007/s11104-018-03901-1>
- Valenzuela-Ruiz V, Gálvez-Gamboa GT, Villa-Rodríguez ED, Parra-Cota FI, Santoyo G and de los Santos-Villalobos S. 2020. Lipopeptides produced by biological control agents of the genus *Bacillus*: a review of analytical tools used for their study. Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas, 11(2), 419–432. <https://www.researchgate.net/publication/340132163>
- Van Der Heijden MGA, Bardgett RD and Van Straalen NM. 2008. The unseen majority: Soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. Ecology Letters, 11(3), 296–310. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01139.x>
- Vázquez-Ramírez MF, Rangel-Núñez JC, Ibarra, JE and Del Rincón-Castro MC. 2015. Evaluación como agentes de control biológico y caracterización de cepas mexicanas de *Bacillus thuringiensis* contra el gusano cogollero del maíz *Spodoptera frugiperda*. Interciencia, 40(6), 397–402.
- Villa-Rodríguez ED, Parra-Cota FI, Castro-Longoria E, López-Cervantes J and de los Santos-Villalobos S. 2019. *Bacillus subtilis* TE3: A promising biological control agent against *Bipolaris sorokiniana*, the causal agent of spot blotch in wheat (*Triticum turgidum* L. subsp. *durum*). Biological Control, 132, 135–143. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2019.02.012>
- Villarreal-Delgado MF, Villa-Rodríguez ED, Cira-Chávez LA, Estrada-Alvarado MI, Parra-Cota FI and de los Santos-Villalobos S. 2018. El género *Bacillus* como agente de control biológico y sus implicaciones en la bioseguridad agrícola. Revista Mexicana de Fitopatología, Mexican Journal of Phytopathology, 36(1). <https://doi.org/10.18781/r.mex.fit.1706-5>
- Xu C, Wang BC, Yu Z and Sun M. 2014. Structural insights into *Bacillus thuringiensis* Cry, Cyt and parasporin toxins. In Toxins (Vol. 6, Issue 9, pp. 2732–2770). <https://doi.org/10.3390/toxins6092732>