



REVIEW



Mechanisms and applications of rhizobacteria in phosphorus acquisition and biocontrol of phytopathogenic nematodes

Mecanismos y aplicaciones de las rizobacterias en la adquisición del fósforo y biocontrol de nematodos fitopatógenos

Marcos Vera-Morales^{1*} ; Giovanna Carpio²; Enoy Leiva-Pantoja³ ; María F. Ratti¹

¹ Escuela Superior Politécnica del Litoral, ESPOL, Centro de Investigaciones Biotecnológicas del Ecuador, CIBE, Campus Gustavo Galindo Km. 30.5 vía Perimetral, P.O. Box 09-01-5863, Guayaquil, Ecuador.

² Universidad Politécnica Salesiana, UPS, Grupo de Investigación en Aplicaciones Biotecnológicas, GIAB, Carrera de Biotecnología, Campus María Auxiliadora, kilómetro 19.5 Vía a La Costa, Guayaquil, Ecuador.

³ Universidad de Guayaquil, Facultad de Ciencias Médicas, Escuela de Medicina. Ciudadela Universitaria Salvador Allende, Av. Kennedy y Av. Delta, Guayaquil, Ecuador.

* Corresponding author: mxvera@espol.edu.ec (M. Vera-Morales).

Received: 21 October 2025. Accepted: 8 January 2026. Published: 16 January 2026.

Abstract

Parasitic nematodes in crops are a serious threat in worldwide agricultural production. The concerns regarding the environmental and toxicological risks associated with the usage of chemical substances encourage the pursuit of more environmentally friendly alternatives to control phytopathogenic nematodes. It's been considered viable to employ biological control agents, like bacteria, which besides having mechanisms that can control nematodes are also growth promoters for plants. This review's goal is to broaden the comprehension over bacterial agent mechanisms to suppress nematodes population and its phosphorus solubilization capability. Bacteria have antagonistic interactions capable of producing metabolites, increasing the systemic resistance to plants and space competition. Chemical compounds produced by bacteria can mineralize organic phosphorus from the soil and supply it for plant adsorption. Rhizospheric bacteria have synergic action to improve growth and plant protection. This review's approach aims to contribute to the understanding of rhizobacterial potential, which dual action in vegetative growth and as nematophagous agents, makes them key tools for a sustainable management of phytopathogenic nematodes. This perspective opens the possibility to include these microorganisms and their metabolites in innovative plans for agricultural management, which can respond to productivity demand and climate change challenges.

Keywords: Biofertilizer; biopesticide; microbial ecology; secondary metabolites; vegetative nutrition.

Resumen

Los nemátodos que parasitan cultivos son una seria amenaza en la producción agrícola del mundo. La preocupación por los riesgos ambientales y toxicológicos asociados al uso de sustancias químicas impulsa la búsqueda de alternativas más respetuosas con el medio ambiente para controlar los nematodos fitopatógenos. Se considera viable emplear agentes de control biológico, como las bacterias que además de tener mecanismos para controlar nematodos, también son promotoras del crecimiento de las plantas. El objetivo de esta revisión es ampliar la comprensión sobre los mecanismos de los agentes bacterianos para suprimir poblaciones de nematodos y solubilizar fósforo. Las bacterias tienen interacciones antagonísticas capaces de producir metabolitos, aumentar la resistencia sistémica de las plantas y competir por espacios. Los compuestos químicos que producen las bacterias son capaces de mineralizar el fósforo orgánico que se encuentra en el suelo y facilitarlos para la adsorción de las plantas. Las bacterias de la rizosfera tienen una acción sinérgica para mejorar el crecimiento y la protección de las plantas. El enfoque de esta revisión busca aportar a una comprensión más amplia del potencial de las rizobacterias cuyo doble papel como promotoras del crecimiento vegetal y agentes nematófagos las convierte en herramientas clave para un manejo sostenible de nematodos fitoparásitos. Esta perspectiva abre la posibilidad de integrar dichos microorganismos y sus metabolitos en planes de manejo agrícola innovadores, capaces de responder tanto a las demandas productivas como a los desafíos impuestos por el cambio climático.

Palabras clave: Biofertilizante; biopesticida; ecología microbiana; metabolitos secundarios; nutrición vegetal.

DOI: <https://doi.org/10.17268/sci.agropecu.2026.019>

Cite this article:

Vera-Morales, M., Carpio, G., Leiva-Pantoja, E., & Ratti, M. F. (2026). Mecanismos y aplicaciones de las rizobacterias en la adquisición del fósforo y biocontrol de nematodos fitopatógenos. *Scientia Agropecuaria*, 17(1), 269-287.

1. Introducción

Las principales preocupaciones asociadas con la productividad de los cultivos agrícolas son la deficiencia nutricional y el control de enfermedades (Vera-Morales et al., 2023). El fósforo (P) es un macronutriente necesario para mantener las funciones metabólicas de las plantas (Silva et al., 2023). Dado que el P desempeña un papel fundamental en todos los aspectos del crecimiento y desarrollo de las plantas, las deficiencias pueden disminuir su crecimiento y desarrollo (Kalayu, 2019). Mientras que los nematodos son una de las mayores amenazas, causando pérdidas de más de 150 mil millones de dólares en todo el planeta (Singh et al., 2015). Actualmente se han descrito más de 4100 especies de nematodos fitopatógenos, superando el daño producido por insectos invasores (Diyapoglu et al., 2022).

Para abordar estos desafíos y aumentar la productividad agrícola con éxito, se ha incrementado el uso de agroquímicos como fertilizantes y pesticidas (Devi et al., 2022). Esto, a pesar de las evidencias que existen sobre los efectos adversos inmediatos y a largo plazo en la calidad ambiental y la salud humana (Said, 2023). Además, el aumento en la productividad no guarda proporción con el aumento de estos insumos, lo que conlleva a problemas como contaminación, degradación y agotamiento de recursos, pérdida de diversidad y aumento en los costos de producción (Punia et al., 2023).

En la rizosfera del suelo, se encuentran microorganismos capaces de establecer interacciones que afectan positiva o negativamente al desarrollo de las plantas (Guardiola-Márquez et al., 2023). Los microorganismos benéficos establecen relaciones simbióticas con las plantas, son capaces de colonizar las raíces promoviendo la adquisición y asimilación de nutrientes, así como la protección de las plantas contra diversos estreses bióticos y abióticos (Uzah et al., 2024).

Las plantas a través de sus raíces, liberan exudados (azúcares, proteínas, aminoácidos, flavonoides, ácidos grasos y ácidos orgánicos) que sirven como fuente de energía o nutrientes para los microorganismos (Sagar et al., 2023). En respuesta, los microorganismos mejoran la salud, la productividad y la acumulación de metabolitos secundarios de las plantas (Wang et al., 2024). Las interacciones entre las plantas y los microorganismos benéficos, permiten un mayor crecimiento y el control biológico de organismos patógenos como los nematodos (Quevedo et al., 2022).

Los microorganismos del suelo se pueden aislar, caracterizar, identificar y multiplicar para utilizarlos en la agricultura como biofertilizantes o biopesticidas (Udpuay et al., 2024). Los biofertilizantes y los biopesticidas se refieren a preparaciones biológicas que contienen microorganismos vivos como bacterias, hongos, algas, actinomicetos o sus metabolitos (Sharma et al., 2024). Estos microorganismos le confieren a la planta huésped resistencia sistémica a través de la producción de hormonas de crecimiento, sideróforos, exopolisacáridos, enzimas, antioxidantes y compuestos volátiles que proporcionan mecanismos de resistencia en las plantas (Vera-Morales et al., 2024).

Las bacterias pueden formularse como biofertilizantes y biopesticidas orgánicos de base biológica debido a los mecanismos que producen para mantener un ambiente ecológicamente equilibrado (Dhir, 2017). Ciertas bacterias de la rizosfera como *Bacillus*, *Pseudomonas*, *Enterobacter* y *Streptomyces* poseen capacidad dual siendo capaces de promover el crecimiento vegetal y controlar simultáneamente los patógenos asociados a los cultivos (Ngalimat et al., 2021). Las bacterias y sus metabolitos pueden afectar a las poblaciones de nematodos fitopatógenos por antagonismo, mediante interacciones de parasitismo, antibiosis o competencia (Migunova & Sasanelli, 2021).

A pesar de que la literatura registra estudios sobre el papel de las rizobacterias como bioagentes multipotentes (Ajjah et al., 2023), en esta revisión se hace énfasis en la capacidad dual de solubilizar fósforo y controlar nematodos fitopatógenos. Es importante aunar esfuerzos para una comprensión integral de la dinámica entre microorganismos rizosférico y las plantas (Pandian et al., 2024). La presente revisión discute aspectos importantes de los mecanismos y aplicaciones de las rizobacterias como agentes microbianos capaces de favorecer la adquisición del fósforo y el biocontrol de nematodos.

2. Mecanismos de adquisición de fosforo orgánico e inorgánico por rizobacterias

El fosfato en el suelo puede ser orgánico o inorgánico. Aunque el suelo contiene una gran cantidad de fósforo, generalmente se encuentra en una forma que las plantas no pueden usar directamente (Shrivastava et al., 2018). Los fertilizantes fosfatados generalmente contienen fosfato inorgánico soluble, que inicialmente está disponible para las plantas. Sin embargo, en algunas circunstancias, este fosfato puede inmovilizarse o fijarse en formas que no son accesibles para las plantas en el suelo,

especialmente en suelos con alto contenido de hierro o calcio. No todos los nutrientes aplicados se inmovilizan rápidamente, aunque parte del fosfato puede volverse indisponible con el tiempo (Li et al., 2024).

El P del suelo está presente en diferentes depósitos de P inorgánico (Pi) y orgánico (P-org) con diversos grados de disponibilidad; por lo tanto, las soluciones necesarias son complejas y requieren cambios fundamentales en el sistema agrícola (Hallama et al., 2022). Las raíces solo son capaces de absorber iones ortofosfato (Pi, $H_2PO_4^-$ o HPO_4^{2-}) todas las demás formas de P en el suelo necesitan transformarse para ser aprovechadas por la planta (Wang & Lambers, 2020). Los microorganismos son capaces de transformar el elemento, mediante diferentes mecanismos, como la secreción de ácidos orgánicos, la producción de enzimas y la excreción de sideróforos que pueden quelar los iones metálicos y formar complejos, haciendo que los fosfatos estén disponibles para la absorción vegetal (Rawat et al., 2021) (Figura 1).

Solubilización de P orgánico e inorgánico

Las Rizobacterias Promotoras del Crecimiento Vegetal (BPCV) son bacterias del suelo de vida libre que se encuentran en la rizosfera (la zona alrededor de las raíces de las plantas) y que benefician a las plantas de forma directa e indirecta mediante diversos mecanismos (Pan & Cai, 2023). Entre los mecanismos directos destacan la producción de ácidos orgánicos, la hidrólisis enzimática de compuestos orgánicos mediada por fosfatasa y fitatas, así como la liberación de protones, procesos que

contribuyen a la solubilización del fósforo inorgánico y orgánico del suelo. Por otro lado, los mecanismos indirectos incluyen la secreción de sideróforos capaces de quelar metales ligados al fósforo (como Fe y Al), la formación de biofilms y consorcios microbianos, y la modificación de la estructura de la rizosfera, lo que incrementa la biodisponibilidad de este nutriente esencial para las plantas.

Ácidos orgánicos. Diversos estudios han demostrado que el principal mecanismo por el cual las bacterias solubilizan el fósforo mineral es la secreción de ácidos orgánicos (Bakki et al., 2024; Bargaz et al., 2021). Estos ácidos, al ser liberados por las bacterias del suelo, actúan de tres formas: acidifican el ambiente, interaccionan con enzimas y quelan iones metálicos de los compuestos inorgánicos, lo que facilita la liberación y disponibilidad del fósforo (Timofeeva et al., 2023). Entre los géneros bacterianos con la capacidad de producir ácidos orgánicos se encuentran *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Rhizobium*, *Burkholderia*, *Achromobacter*, *Agrobacterium*, *Micrococcus*, *Aereobacter*, *Flavobacterium* y *Erwinia* (Rodriguez & Fraga, 1999).

Las rizobacterias liberan una variedad de ácidos, como el ácido cítrico, fumárico, cetoglutárico, málico y oxálico (Zuluaga et al., 2023). Estos ácidos tienen la capacidad de quelar (unir) cationes metálicos (como aluminio, hierro y calcio) que están enlazados al P, liberándolo para que pueda ser fácilmente asimilado por las plantas. Estos ácidos orgánicos tienen una estructura molecular con grupos funcionales como carboxilos ($-COOH$) e hidroxilos ($-OH$) que rodean y se unen fuertemente a los iones metálicos.

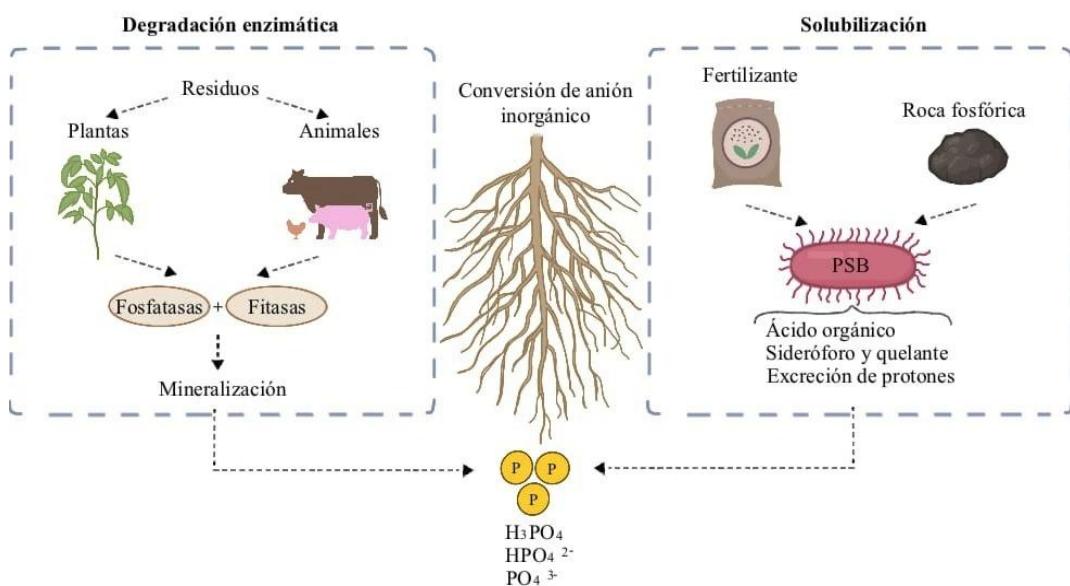


Figura 1. Presentación esquemática de la solubilización del fósforo por rizobacterias.

Los ácidos orgánicos son quelantes efectivos, lo que permite la liberación del fosfato en su estado soluble (Ahemed & Kibret, 2013). Por tanto, la quelación es un mecanismo que compite con la inmovilización del fósforo, liberándolo de su estado insoluble para que esté disponible en la solución del suelo. Algunas bacterias solubilizadoras de fosfato (BSP) también secretan ácidos inorgánicos (por ejemplo, ácidos clorhídrico, sulfúrico, nítrico y carbónico), que reducen el pH del suelo y disuelven el fósforo inorgánico, pero no son tan eficaces como los ácidos orgánicos al mismo pH (Gómez-Godínez et al., 2023; Vera-Morales et al., 2024).

El entorno ácido que crean los ácidos orgánicos no solo es propicio para el desarrollo de las BSP, sino que también es selectivo. Los ácidos orgánicos funcionan como quimioatrayentes que guían a bacterias beneficiosas hacia las raíces de plantas. Por ejemplo, se ha demostrado que los ácidos málico y cítrico actúan como atrayentes específicos para bacterias como *Pseudomonas fluorescens* WCS365 (de Weert et al., 2002), *Bacillus velezensis* B26 (Sharma et al., 2020) y *Paenibacillus polymyxa* SQR-21 (Ku et al., 2025a) facilitando su colonización en las raíces del tomate. Mientras que otros como el ácido fumárico producido por banano atrae cepas de *Bacillus subtilis* (Ku et al., 2025b).

Hidrólisis enzimática de compuestos orgánicos. La forma de fósforo orgánico que sirve de sustrato para fosfatases y fitasas incluye varios compuestos que contienen enlaces fosfato-éster, es decir, el fósforo está unido a moléculas orgánicas mediante enlaces químicos (Bi et al., 2018). El fitato es la forma principal de fósforo orgánico almacenado en semillas y granos (Lott et al., 2000). Por lo que la fitasa rompe los enlaces fosfato más resistentes, generando intermediarios que las fosfatases pueden degradar y finalmente libera fosfato inorgánico, disponible para la planta (Balaban et al., 2016). Por otro lado, otros residuos biológicos ricos en fosfolípidos, nucleótidos, ácidos orgánicos y ésteres de fosfato simple pueden ser mineralizados por las enzimas fosfatases (alcalinas, neutras y ácidas) (Anand & Srivastava, 2012). Estas enzimas se unen al compuesto fosforado y luego rompen el enlace éster fosfato, liberando fosfato inorgánico.

Los ácidos orgánicos no solo actúan acidificando el entorno o quelando cationes, sino también interactúan con enzimas como las fitasas y fosfatases para favorecer la solubilización del fósforo (Kaur & Reddy, 2013). Estas enzimas catalizan la hidrólisis de los enlaces éster-P, convirtiendo el P orgánico en su forma mineralizada. En bacterias solubilizadoras de fósforo (*Lysinibacillus* sp.), se observó que la

producción de ácidos orgánicos junto con la secreción de fosfatases y fitasas extracelulares aumentaron significativamente la solubilización del fósforo (Massucato et al., 2025). Bacterias como *Bacillus aryabhattai* y *Pseudomonas* secretaron ácidos orgánicos como oxálico, malónico, cítrico y succínico y aumentó la actividad de fosfatasa ácida (ACP), la disponibilidad de P en el suelo y la absorción de P por las plantas (Song et al., 2022). Mientras que *Pantoea brenneri* tiene la capacidad de producir ácidos orgánicos, así como fosfatases ácidas y alcalinas mientras crece en fuentes de fosfato insolubles (Suleimanova et al., 2023).

Producción de sideróforos. Los sideróforos son metabolitos de bajo peso molecular que producen muchas rizobacterias para quesar hierro (Fe^{3+}) en ambientes limitados en Fe. Aunque su función principal es la adquisición de hierro, se ha visto que indirectamente también influyen en la solubilización P (Arai & Sparks, 2007). Los fosfatos en suelo suelen estar precipitados como complejos de calcio Ca-P (en suelos alcalinos), hierro Fe-P o aluminio Al-P (en suelos ácidos). Los sideróforos pueden unirse a Fe^{3+} y Al^{3+} , liberando el fosfato de estos complejos y aumentando el P disponible (PO_4^{3-}). Sin embargo, es importante considerar que la biosíntesis de sideróforos no es exclusiva de la BPCV, ya que algunas bacterias productoras de sideróforos son patógenas para los humanos (Khasheii et al., 2021).

Los sideróforos se clasifican principalmente según el tipo de grupo químico que coordina el hierro (Fe^{3+}): Catecolatos (o fenolatos) que contienen anillos catecol ($-\text{OH}$ aromático) para coordinar hierro. Hidroxamatos que presentan grupos $-\text{C}(=\text{O})\text{N}-\text{OH}$ que actúan como ligandos bidentados. Carboxilatos (especialmente α -carboxilatos) que utilizan grupos carboxilo y a veces hidroxilo para la coordinación y mixtos que combinan dos o más tipos de estos grupos en una misma molécula (por ejemplo, catecolato + hidroxamato) (Timofeeva et al., 2022) (Tabla 1).

Los sideróforos además de promover indirectamente el crecimiento vegetal, también exhiben propiedades naturales de biocontrol al inhibir el crecimiento y reproducción de patógenos a través del secuestro de iones de hierro, suprimiendo efectivamente la propagación de enfermedades (Xie et al., 2024). Un estudio publicado en 2019 encontró que metabolitos bacterianos producidos bajo condiciones de limitación de hierro tienen potencial para el control biológico de *Bursaphelenchus xylophilus*, un nematodo que causa la enfermedad del marchitamiento del pino (Proenca et al., 2019). Las bacterias como *Pseudomonas fluorescens* producen

sideróforos que inhiben el crecimiento de patógenos vegetales al secuestrar hierro, un recurso esencial para muchos microorganismos fitopatógenos (Santoyo et al., 2010).

Biofilms/consorcios. El mecanismo por el cual las biopelículas de cepas participan en la solubilización de fósforo (P) no está claramente elucidado. Una biopelícula es una comunidad estructurada de colonias microbianas densas de una o más especies microbianas adheridas a una superficie abiótica o biótica y envueltas en una matriz extracelular que consisten en exopolisacáridos, proteínas y ácidos nucleicos (Cendra & Torrents, 2021). La mayoría de las rizobacterias asociadas con los sistemas radiculares de las plantas utilizan señales de detección de quórum (QS) para su agregación, lo que en última instancia mejora la colonización de la rizosfera mediante la formación de biopelículas (Ghosh et al., 2019). Las biopelículas ofrecen protección a las bacterias contra diversos estreses, como la desecación, los antibióticos o la depredación por protozoos, y también pueden mejorar la asimilación de nutrientes (Zboralski & Filion, 2020). Contribuyen a aumentar microconsorcios sinérgicos necesarios para producir metabolitos secundarios involucrados en las interacciones planta-microbio y microbio-microbio. Tiene una alta densidad celular que varía de 10^8 a 10^{11} células g⁻¹ en base a peso húmedo (Flemming et al., 2016). El desarrollo de la biopelícula sigue varios pasos: fijación reversible de bacterias a una superficie, la fijación irreversible por adhesión a la superficie, el desarrollo de microcolonias, la maduración con una estructura tridimensional y la dispersión por liberación de células bacterianas para iniciar la formación de una nueva biopelícula (Ajijah et al., 2023).

Las Bacterias Solubilizadoras de Fósforo (BSP), como *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Azotobacter*, *Serratia* o *Burkholderia*, reconocen y se adhieren a superficies sólidas poco solubles que contienen fósforo (Ghosh et al., 2019). La adhesión es facilitada por fimbrias y flagelos (movilidad y anclaje), proteínas de superficie, exopolisacáridos (EPS) iniciales. Una vez adheridas, las células se multiplican y disminuyen el pH local debido a la acumulación de metabolitos ácidos, lo que facilita la liberación de iones fósforo (PO₄³⁻) (Afzal et al., 2019). *Pseudomonas*, *Bacillus* y *Enterobacter* exhibieron múltiples mecanismos de promoción del crecimiento, mejorando significativamente el crecimiento de tomate, apoyando la idea de que los biofilms refuerzan la eficiencia del solubilizado de fósforo en condiciones estresantes (Haque et al., 2020). La formación de biofilms de rizobacterias como *Brucella* sp., y

Lysinibacillus macrooides pueden impulsar la productividad de los cultivos al mejorar el crecimiento y las respuestas fisiológicas y, por lo tanto, contribuir a la agricultura sostenible (Rafique et al., 2024). Los biofilms bacterianos actúan como plataformas multifuncionales que integran la nutrición mineral y la protección vegetal, reduciendo la dependencia de fertilizantes químicos y nematicidas sintéticos (Niazi, 2024). Algunas especies de *Bacillus* spp., en particular, forman una barrera protectora en las raíces de las plantas a través de sus biofilms, lo que previene la penetración de nematodos (Díaz-Manzano et al., 2023). Además, la formación de biopelículas es una estrategia de supervivencia en la que se producen compuestos como las surfactinas, especialmente en especies como *Bacillus subtilis*. Estas moléculas son altamente efectivas, eliminando hasta el 85% de los huevos de nematodos a una concentración de 35 ppm en 96 horas (Nadeem et al., 2021).

3. Mecanismos de biocontrol de nematodos fitopatógenos por rizobacterias

Aunque la mejora en la nutrición del fósforo es un beneficio fundamental de las rizobacterias, su impacto en la salud de la planta no se limita a este aspecto. Muchas de estas mismas cepas también ejercen un control significativo sobre patógenos del suelo, como los nematodos fitopatógenos (Espinosa-Palomeque et al., 2025). Las rizobacterias son capaces de utilizar métodos directos e indirectos en la supresión de nematodos. Entre los métodos directos las rizobacterias producen antibiosis, enzimas líticas y depredación. Mientras que los métodos indirectos incluyen la inducción a la resistencia sistémica y la mejora del crecimiento de las plantas (Mhatre et al., 2019).

Las rizobacterias son capaces de disminuir no tan solo juveniles infectivos de poblaciones de nematodos fitopatógenos, sino también intervenir en la eclosión de sus huevos (*Meloidogyne incognita* fue desde el 75-95% a las 120 horas de enfrentamiento (Haq et al., 2022). Estos resultados mejoraron cuando se combinaron y se desarrollaron consorcios que causaron mortalidad del 100% de individuos de *Tylenchulus semipenetrans* en condiciones de laboratorio y hasta el 63% en condiciones de invernadero (Zoubi et al., 2025). Las rizobacterias pueden tener esa función dual (biofertilizante - biopesticida). Siendo estas interacciones importantes en la búsqueda de rizobacterias capaces de estimular el crecimiento vegetal y de controlar nematodos (Tabla 2).

Tabla 1

Principales grupos funcionales de los sideróforos y ejemplos representativos

| Tipo | Grupo funcional principal | Ejemplo | Estructura básica |
|--------------------------------|--|--|--|
| Catecolatos (fenolatos) | Grupos catecol ($-OH$ aromático) | Enterobactina (<i>E. coli</i>) | Macrociclo de tres catecolos unidos a un anillo de lactona |
| Hidroxamatos | Grupos $-C(=O)-N-OH$ | Ferrioxamina B (<i>Streptomyces</i>) | Cadena lineal con varias unidades hidroxamato |
| Carboxilatos | Grupos $-COOH$ y $-OH$ | Citrato, Rhizobactina | Ácidos orgánicos con carboxilos disponibles |
| Mixtos | Combinan catecol + hidroxamato o catecol + carboxilato | Alcaliginas, Pseudobactina | Estructuras híbridas |

Tabla 2

Algunos ejemplos de la función dual de las rizobacterias en la estimulación del crecimiento vegetal y el biocontrol de nematodos fitopatógenos en plantas

| Rizobacteria | Nematodo | Planta | Mecanismo | Estimulación vegetal | Referencia |
|--|--|-----------------------------|--|---|---|
| <i>Pseudomonas fluorescens</i> | <i>Meloidogyne</i> spp. | Tomate; in vitro | Proteasas, DAPG, ISR, antibiosis | Crecimiento vegetal | (Dehghanian et al., 2020; Nikoo et al., 2014; Siddiqui et al., 2001; Stucky et al., 2023) |
| | <i>M. incognita</i> | y en planta | Antagpnismo | Protector de raíces | |
| | <i>M. javanica</i> | Pepino | | Estimulación de las reacciones de defensa | |
| <i>P. simiae</i> (MB751) | <i>M. incognita</i> | Tomate (maceta) | Péptidos cíclicos nematicidas; ISR | Mejora el crecimiento de las plantas | (Sun et al., 2021) |
| <i>Pseudomonas rhodesiae</i> (GC-7) | <i>M. graminicola</i> | Arroz; in vitro y en planta | Inducción de genes de defensa (PR), metabolitos | Asociada a suelos de arroz con capacidad de movilizar P. | (Ye et al., 2022) |
| <i>Bacillus subtilis</i> (Bs-1, y otras) | <i>M. incognita</i> , y campo) | Pepinos (maceta Tomate) | Compuestos orgánicos volátiles (cetonas, ácidos, alquilos, sulfuros y compuestos heterocíclicos) | <i>Bacillus</i> es BSP común: producción de ácidos y fosfatases; mejora disponibilidad de Pi. | (Basyony & Abo-Zaid, 2018; Cao et al., 2019) |
| <i>Bacillus</i> spp. | <i>Meloidogyne</i> spp. | Berenjena Algodón | Antibiosis, competencia | Mejoran el crecimiento de la planta | (El-Nagdi & Abd-El-Khair, 2019; Xiang et al., 2017) |
| <i>Pasteuria penetrans</i> (endosporas) | <i>Meloidogyne</i> spp. | Tomate Pepino | Parasitismo | No solubiliza P; puede coexistir con BSP en suelos agrícolas. | (Kokalis-Burelle, 2015; Timper et al., 2016) |
| <i>Streptomyces avermitilis</i> | <i>Meloidogyne</i> , <i>Pratylenchus</i> | Tomate | Metabolitos (avermectinas, oxindoles), enzimas líticas, antibiosis | Mejoran el crecimiento de la planta | (Radwan et al., 2024) |
| <i>Bacillus</i> , <i>Lysobacter</i> , <i>Paenibacillus</i> y <i>Streptomyces</i> | <i>Meloidogyne</i> spp. | Tomate | Resistencia sistémica inducida en las raíces | Mejoran el crecimiento de la planta | (Mahmoud et al., 2025) |
| <i>Bacillus</i> , <i>Pseudomonas</i> y <i>Serratia</i> | <i>M. incognita</i> | Tomate | Antibiosis, competencia, PGP (fitohormonas) | Mejoran el crecimiento de la planta | (Amorim et al., 2024) |
| <i>Bacillus thuringiensis</i> | <i>M. incognita</i> | Pimiento Tomate | Proteína cristalina Bt (proteína toxina), turingiensina (exotoxina) | | (Cheng et al., 2025; Olabiyi et al., 2024; Ramalakshmi et al., 2020; Sun et al., 2024) |
| <i>Bacillus velezensis</i> | <i>M. incognita</i> | Tomate | Compuestos antimicrobianos | | (Hu et al., 2022) |
| <i>Bacillus firmus</i> | <i>Meloidogyne</i> | Tomate Pepino | Resistencia sistémica inducida | | (Geng et al., 2016; Ghahremani et al., 2020) |

Investigaciones preliminares han profundizado en la identificación y caracterización de bacterias con capacidad de solubilización de nutrientes, mediante el desarrollo de ensayos *in vitro* de carácter cualitativo y cuantitativo. Entre los métodos cualitativos, se emplean medios de cultivo específicos que permiten evidenciar la capacidad de los microorganismos para movilizar compuestos insolubles. Tal es el caso del agar Pikovskaya (PVK), utilizado para la detección de la solubilización de fosfatos de calcio; el agar NBRIP, que constituye una alternativa más sensible y estandarizada para la evaluación de este mismo proceso; y el medio Chrome Azurol S (CAS), empleado para determinar la producción de sideróforos y, por ende, la capacidad de las bacterias para captar hierro en condiciones limitantes. En cuanto a los estudios cuantitativos, estos se realizan mediante el cultivo de rizobacterias en medios líquidos suplementados con fuentes insolubles de nutrientes. Este enfoque permite no solo estimar

con mayor precisión la cantidad de fósforo u otros elementos liberados al medio, sino también correlacionar dicha actividad con factores fisiológicos como la producción de ácidos orgánicos y la variación del pH. De esta manera, la combinación de técnicas cualitativas y cuantitativas proporciona una visión integral de la eficacia y de los posibles mecanismos implicados en la solubilización microbiana (Figura 2).

4. Tipos de rizobacterias nematófagas

Las rizobacterias nematófagas constituyen un grupo diverso de microorganismos capaces de afectar a los nemátodos fitopatógenos mediante diferentes mecanismos, que incluyen la producción de metabolitos tóxicos, enzimas hidrolíticas, competencia por nutrientes y la inducción de resistencia sistémica en las plantas. Estas bacterias se han clasificado en distintos grupos funcionales según su modo de acción principal.

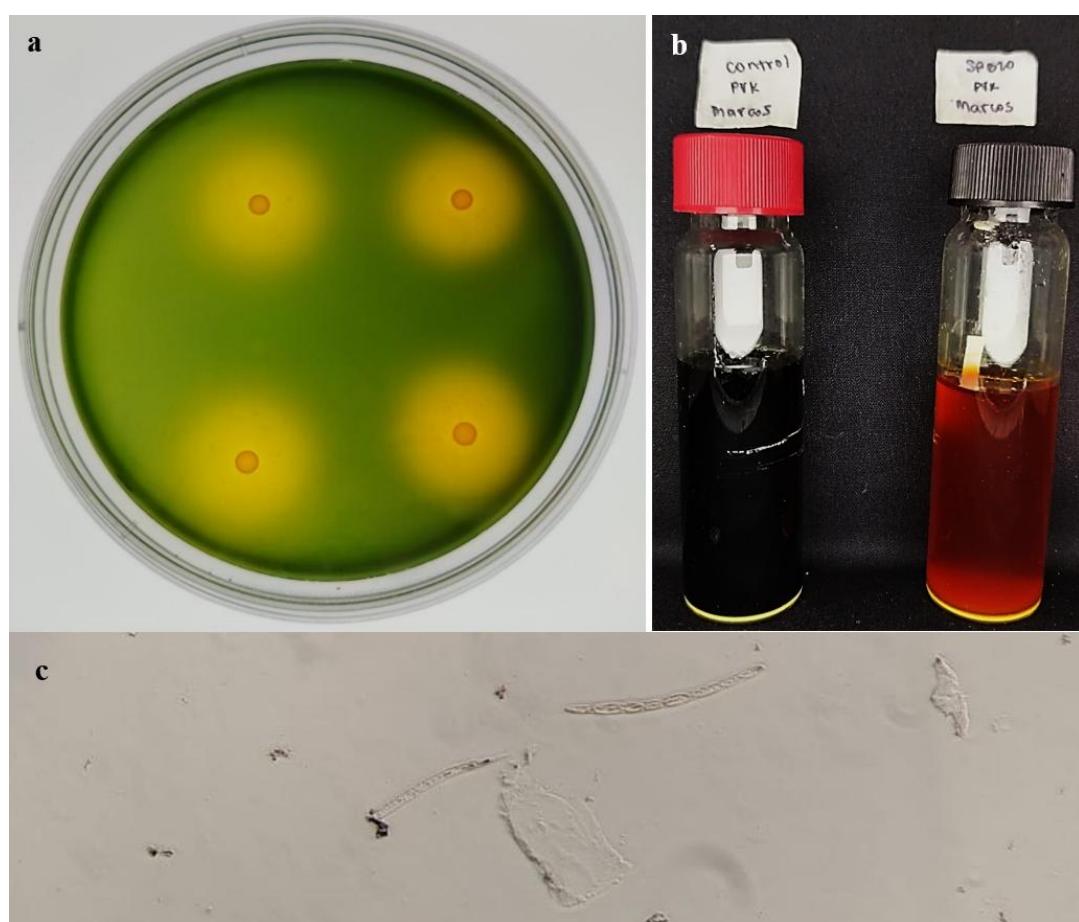


Figura 2. A) Bacteria (Cepa SRB-20) aislada de nemátodos muertos y sembrada en medio de cultivo sólido de Pikovskaya (PVK) suplementado con azul de bromotimol (BTB). B) Crecimiento de la cepa SRB-20 en medio de cultivo líquido de PVK- BTB. C) Biocontrol de nemátoide mediante la Cepa SRB-20 en condiciones *in-vitro*.

4.1. Bacterias parásitas obligadas o facultativas

Algunas bacterias pueden establecer una relación directa con los nematodos, adhiriéndose a su cutícula, penetrando sus tejidos y provocando la muerte: *Pasteuria penetrans* se destaca por su ciclo parasitario muy especializado: sus endosporas se adhieren firmemente a la cutícula del nematodo, germinan, invaden el interior del hospedero y lo colonizan hasta matarlo. Este mecanismo hace de *P. penetrans* uno de los agentes más eficientes y selectivos en biocontrol de nematodos fitopatógenos (Antil et al., 2023).

Otros casos menos documentados, pero prometedores, incluyen especies oportunistas capaces de parasitar bajo condiciones específicas; sin embargo, su potencial práctico aún está en evaluación como: *Pasteuria nishizawae*: Parásito obligado de nematodos quistes de los géneros *Heterodera* y *Globodera*. Su especificidad de hospedador es menos estricta que la de *P. penetrans*, lo que podría facilitar su aplicación en el control de nematodos quistes (Davies et al., 2023). *Pasteuria thornei*: Ataca nematodos de las lesiones como *Pratylenchus thornei*. Su ciclo de vida y mecanismos de infección son similares a los de *P. penetrans*, pero con un rango de hospedadores diferente (Jagadeeswaran et al., 2024). Por último, *Candidatus Pasteuria usgae* sp. nov: Parásita de nematodos del agujón como *Belonolaimus longicaudatus*. Aunque menos estudiado, muestra potencial en el control de nematodos de este grupo (Giblin-Davis et al., 2003).

4.2. Bacterias productoras de metabolitos tóxicos y antibióticos

Comprende un grupo de bacterias que producen compuestos secundarios con actividad nematicida o nematostática que afectan el desarrollo y movilidad de los nematodos. Entre ellas: *Bacillus subtilis* y *Bacillus cereus*, producen compuestos secundarios (lipopeptinas, compuestos orgánicos volátiles, enzimas) con acción nematicida. Por ejemplo, filtrados de cultivo de *B. subtilis* OKB105 y *B. cereus* 09B18 mostraron hasta un 95 % de mortalidad sobre juveniles (J2) de *Meloidogyne javanica* y *Heterodera filipjevi* (Ayaz et al., 2024). Otras especies como *Bacillus firmus* I-1582 han demostrado actividad antagonista tanto de forma directa sobre nematodos como indirectamente a través de la planta hospedera (Ghahremani et al., 2020). Además, las especies de *Pseudomonas* (por ejemplo, *P. fluorescens*) y *Serratia marcescens* sintetizan sideróforos, cianuro de hidrógeno, antibióticos como prodigiosina y compuestos volátiles que alteran el comportamiento de los nematodos o los dañan directamente (Antil et al., 2023; Migunova & Sasanelli, 2021).

4.3. Bacterias productoras de enzimas hidrolíticas

Estas bacterias secretan enzimas capaces de degradar estructuras de protección de los nematodos, como la cutícula y las paredes de los huevos: *Bacillus firmus* genera proteasas, collagenas y quitinasas que degradan las estructuras protectoras de nematodos disminuyendo su viabilidad e induciendo resistencia sistémica en plantas hospedantes (Ayaz et al., 2024; Huang et al., 2021). Estudios genómicos de *B. firmus* I-1582 revelan múltiples genes para proteasas y metabolitos secundarios (antibióticos, sideróforos, péptidos) implicados en su capacidad nematicida (Susič et al., 2020). Otra cepa de *B. firmus*, YBf-10 mostró actividad sistémica nematicida, inhibiendo la eclosión de huevos, movilidad de juveniles y promoviendo el vigor de plantas de tomate (Xiong et al., 2015).

La bacteria *Brevibacillus laterosporus* produce una proteasa extracelular sin cristales parasporales pero efectiva como factor patogénico en nematodos (Hamze & Rui, 2022). Otro género, como *Lysobacter*, está poco documentado en estudios recientes, pero históricamente se les atribuye producción de enzimas hidrolíticas relevantes (proteasas, quitinasas y glucanasas) contra bacterias, hongos, oomicetos y nematodos (Gómez Expósito et al., 2015).

4.4. Bacterias endofíticas o rizosféricas con efecto indirecto

Algunas bacterias que colonizan el interior de la planta ejercen un efecto protector indirecto contra nematodos, principalmente al inducir resistencia sistémica o modificar el microbioma rizosférico. Muchas bacterias promotoras del crecimiento vegetal, como *Burkholderia* spp. o *Serratia* spp., además de producir metabolitos, inducen resistencia sistémica inducida en plantas, reduciendo la infección por nematodos (Liu et al., 2022; Singh & Jha, 2016; Zhu et al., 2022). Algunos mecanismos indirectos incluyen la producción de ACC-desaminasa, que disminuye niveles de etileno en plantas, mejorando su tolerancia frente a nematodos (Gamalero & Glick, 2020).

4.5. Bacterias simbiontes de nematodos entomopatógenos

Abarca géneros como *Xenorhabdus* spp. y *Photorhabdus* spp., que viven en asociación simbiótica con nematodos entomopatógenos (*Steinernema* spp. y *Heterorhabditis* spp., respectivamente), producen una variedad de metabolitos secundarios con actividad biológica diversa. Recientes estudios muestran su potencial biotecnológico para el control de nematodos fitoparásitos: *Photorhabdus luminescens sonorensis* (cepa Caborca) ha sido

identificada como fuente de metabolitos con potente actividad nematicida, entre ellos ácido transcinámico (t-CA), ácido (4E)-5-fenilpent-4-enoico (PPA) e indol, que mostraron efecto letal sobre *Meloidogyne incognita* y *Tylenchulus semipenetrans* en ensayos *in vitro* (Kusakabe et al., 2022). En estudios en planta, la aplicación de una mezcla de t-CA y PPA redujo significativamente la penetración de juveniles de *M. incognita* en raíces de frijol, sin observar fitotoxicidad ni alteraciones en el contenido de clorofila o el crecimiento de la planta (Kusakabe et al., 2023).

La Figura 3 resume los principales grupos de bacterias nematófagas, destacando géneros y especies representativas, sus mecanismos de acción sobre nematodos fitopatógenos y ejemplos de hospederos afectados. Esta síntesis facilita la comparación de estrategias biocontroladoras.

Las bacterias nematófagas conforman un grupo funcional diverso con mecanismos de acción múltiples: desde parásitos especializados como *P. penetrans*, pasando por productoras de metabolitos tóxicos, enzimas degradativas, hasta bacterias que promueven resistencia en plantas o actúan como

simbiontes de nematodos entomopatógenos. Esta riqueza de estrategias posiciona a las bacterias como herramientas prometedoras en el manejo sostenible de nematodos fitoparásitos, alineadas con la agricultura ecológica.

5. Papel de los biofertilizantes y biopesticidas en la agricultura orgánica

La agricultura orgánica es un sistema de cultivo holístico y alternativo que evita o excluye el uso de fertilizantes y pesticidas sintéticos, aditivos para la alimentación animal, hormonas de crecimiento y, más recientemente, organismos genéticamente modificados (OGM). Además, enriquece la biodiversidad y promueve la actividad biológica del suelo; combinando la ciencia, la tradición y la innovación para proteger el medio ambiente, así como también promueve relaciones justas y asegura la calidad de vida digna para todos. Para lograr cualquier función dentro de un sistema, la agricultura orgánica utiliza métodos agronómicos y mecánicos, en lugar de recurrir a recursos sintéticos (Saffeullah et al., 2021).

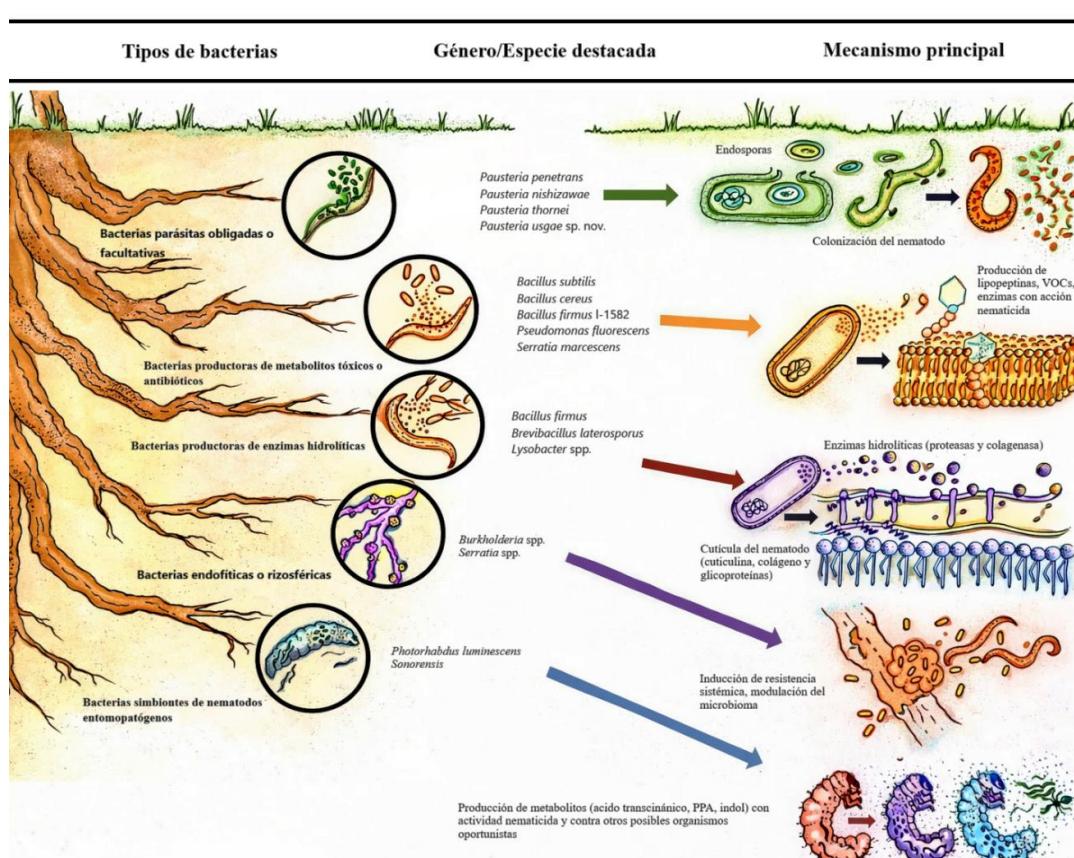


Figura 3. Tipos de bacterias nematófagas, sus especies representativas, mecanismos principales de acción y nematodos objetivo. Los nematodos listados son ejemplos de hospedadores reportados; la especificidad puede variar según cepa y condiciones.

Los principios de la agricultura orgánica, formulados por la Federación Internacional de Movimientos de Agricultura Orgánica (IFOAM) mediante un proceso participativo a nivel global, gozan de aceptación mundial. Estos principios no solo sirven como base para las prácticas orgánicas en entornos tanto certificados como informales, sino que también actúan como guía y dirección para el desarrollo de la agricultura orgánica (Luttkholt, 2007). A pesar de sus éxitos reconocidos, la agricultura orgánica ha enfrentado desafíos considerables en los últimos años. Sigue siendo un sector pequeño, representando apenas el 1% de la producción agrícola mundial; además, existen diferencias entre los sistemas de producción que si bien se rigen bajo la misma normativa, varían ampliamente en cuanto a la escala, multifuncionalidad y al acervo de biodiversidad (Migliorini & Wezel, 2017). En el 2022, 96,4 millones de hectáreas a nivel mundial se usaron para la agricultura orgánica, lo que representó el 2% de la superficie agrícola total. La extensión de tierra destinada a la agricultura orgánica aumentó en 26,6 %, es decir, 20,3 millones de hectáreas (Willer et al., 2024). Por tanto, el sector de la agricultura orgánica ha crecido rápidamente, tanto en producción como en ventas. Esto presenta una gran oportunidad para que los programas de extensión agrícola desarrollen y ofrezcan capacitación especializada a los agricultores, garantizando que todos tengan acceso a información relevante. No obstante, los agentes de extensión enfrentan varios desafíos para llegar a los productores orgánicos. A menudo, tienen una interacción limitada con estos agricultores, carecen de información actualizada sobre prácticas orgánicas y su propia formación en el tema es insuficiente. Además, la fluctuación de los precios representa otro riesgo importante percibido por los productores orgánicos. Para lograr una producción orgánica sostenible, es fundamental contar con precios estables y una percepción positiva por parte de los consumidores. Asimismo, los agricultores orgánicos enfrentan desafíos significativos, como las variaciones climáticas y el control de plagas y malezas (Alotaibi et al., 2021). Estos problemas pueden contribuir a la escasez de productos en el mercado. En contraste, la agricultura convencional, conserva el uso de agroquímicos, como pesticidas y fertilizantes, lo cual genera una serie de problemas ambientales y agrícolas. Estos compuestos alteran las propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo, lo que provoca una reducción de la población de microorganismos benéficos y un estancamiento o

disminución del rendimiento de los cultivos (Parewa et al., 2021). Tales consecuencias tienen un impacto significativo en los ecosistemas, la salud humana y la calidad del agua subterránea (Rawat et al., 2020). En un mundo con una población en constante crecimiento, proyectada entre 9000 y 10000 millones para el año 2050, garantizar la seguridad alimentaria es un desafío fundamental (FAO, 2021). Inevitablemente, la producción de alimentos tiene un impacto negativo en los ecosistemas y enfrenta grandes obstáculos como la alta prevalencia de enfermedades en las plantas, que pueden afectar la calidad, producción y comercialización de los cultivos. Ningún cultivo está exento del efecto de las enfermedades de las plantas, las cuales pueden propagarse rápidamente a través de continentes y regiones; afectando al rendimiento, la calidad y comercialización de los productos. Las enfermedades de las plantas son una preocupación global que cobra un alto precio en la producción de alimentos y en la estabilidad social y política de las naciones; representando una seria amenaza para la producción agrícola y la seguridad alimentaria. Se estima que las pérdidas anuales de rendimiento de los cultivos a nivel mundial superan el 30%, lo que equivale a cientos de miles de millones de dólares (Gai & Wang, 2024; Ristaino et al., 2021).

El suelo, un recurso natural invaluable y no renovable, sustenta la vida en la Tierra al proporcionar a las plantas los nutrientes esenciales (Anikwe & Ife, 2023). La vida en el suelo, compuesta por el microbioma, la mesofauna y la macrofauna, tiene un papel fundamental en las funciones de los agroecosistemas. Esta red influye en la fertilidad del suelo, promueve el crecimiento de las plantas y ayuda a suprimir enfermedades. Las interacciones entre la fauna y los microorganismos del suelo son cruciales para regular los procesos de este y para controlar el impacto de las enfermedades transmitidas a través de este medio. Para ello, promover la biodiversidad funcional del suelo reduce el riesgo de daños causados por plagas, incluidos los nematodos fitoparásitos (Furmanczyk & Malusà, 2023). Aún carecemos suficiente conocimiento sobre cómo la biodiversidad del suelo responde a las prácticas agrícolas a escala global y en qué medida las prácticas agroecológicas benefician la salud del suelo (Puissant et al., 2021).

La inversión en productividad científica en torno la identificación y gestión de especies de nematodos es muy importante para avanzar en el cumplimiento de los objetivos de la seguridad alimentaria (Afzal & Mukhtar, 2024). Ante la problemática

global del uso excesivo de pesticidas y fertilizantes químicos, los biofertilizantes y otros inoculantes microbianos han adquirido relevancia en la industria agrícola. Los inoculantes microbianos pueden mejorar la salud y el rendimiento de los cultivos (Elnahal et al., 2022). La exploración y explotación de recursos microbiológicos ha permitido el desarrollo de estrategias de gestión efectivas, tecnologías innovadoras y el fortalecimiento de capacidades en búsqueda de una agricultura sostenible (Yadav et al., 2017). Los agentes de biocontrol microbiano a menudo se encuentran y se aíslan de suelos supresivos, en los cuales los patógenos no logran establecerse, o donde pese a persistir y/o establecerse, causan una enfermedad limitada o nula (Pires et al., 2022). En las últimas décadas, los microorganismos han sido una alternativa viable para el control biológico de los nematodos fitoparásitos. Sin embargo, su uso aún es limitado, particularmente en aquellas bacterias que además de promover el crecimiento vegetal, son capaces de prevenir el daño ocasionado por los nematodos patógenos de plantas (Gamalero & Glick, 2020). Los productos de origen natural, como las rizobacterias promotoras del crecimiento vegetal, han mostrado resultados prometedores como biofertilizantes y biopesticidas. Mas, aún se conoce poco sobre cómo estos productos microbianos interactúan con los microorganismos del suelo y con las plantas y existen dificultades para desarrollar formulaciones y métodos de aplicación óptimos que mantengan su eficacia (Elnahal et al., 2022). Pese a estas limitaciones, el mercado de biofertilizantes, valorado en 1,570 millones de dólares en 2018, se proyecta que crezca a una tasa de crecimiento anual compuesta del 12.1% entre 2022 y 2027 (Shahwar et al., 2023). Las rizobacterias promotoras del crecimiento vegetal (PGPR por sus siglas en inglés) actúan liberando nutrientes minerales del suelo, protegen a las plantas de fitopatógenos y generan reguladores de crecimiento.

Además, contribuyen a mejorar la estructura del suelo mediante la transformación y/o inmovilización de metales pesados, así como la degradación de pesticidas y fungicidas. Más allá de estas funciones, las PGPR también activan las defensas de las plantas a través de la producción de antibióticos, sideróforos, biosurfactantes, compuestos volátiles y enzimas que degradan la pared celular de patógenos. Estas acciones, a su vez, inducen una resistencia sistémica en la planta (ISR, por sus siglas en inglés). No se conocen por completo los mecanismos de acción de las PGPR, pero

se cree que incluyen fijación de nitrógeno, solubilización de nutrientes, producción de fitohormonas, desarrollo de sideróforos y el incremento de la defensa de la planta (Seenivasagan & Babalola, 2021; Shahwar et al., 2023).

La ISR, activada por rizobacterias, y la resistencia sistémica adquirida (SAR por sus siglas en inglés), generada por otros microorganismos, protegen a las plantas contra enfermedades, incluyendo aquellas causadas por nematodos. Esta protección se logra a través de la activación de enzimas de defensa, como la catalasa y la quitinasa, las cuales inducen la producción de compuestos fenólicos y fitoalexinas. La tolerancia inducida se manifiesta a través de un conjunto de respuestas bioquímicas y estructurales en la planta. Esto incluye el fortalecimiento de la pared celular, la acumulación de compuestos fenólicos y la sedimentación de calosa. Además, se produce una sobreexpresión de compuestos bioquímicos clave como el ácido jasmónico, las proteínas relacionadas con la patogénesis, lipopolisacáridos y los sideróforos. Todos estos mecanismos trabajan en conjunto para proporcionar una defensa integral contra los patógenos (Aiouab et al., 2022). Una amplia gama de especies bacterianas, pertenecientes a géneros como *Klebsiella*, *Azotobacter*, *Azospirillum*, *Bacillus*, *Enterobacter* y *Serratia*, son consideradas PGPR (Saharan & Nehra, 2011; Shahwar et al., 2023). El uso de éstas no es nuevo, de hecho, el primer producto microbiano patentado, que utilizaba *Rhizobium* sp. como ingrediente activo, fue registrado hace casi 100 años. La inoculación con bacterias de la rizosfera no simbióticas, como *Azotobacter*, comenzó entre las décadas de 1930 y 1940. El uso de microorganismos para el control de enfermedades se desarrolló más tarde. El primer producto. Según la Agencia de Protección Ambiental de Estados Unidos (EPA), el primer producto registrado como agente de biocontrol fue desarrollado en 1979. Actualmente, 35 cepas bacterianas han sido registradas como biopesticidas y se comercializan a la fecha. Varios géneros de BPCV y otros microorganismos han sido utilizados en productos comerciales tras demostrar su potencial como biofertilizantes o agentes de biocontrol. Las primeras formulaciones comerciales aparecieron en 1990. Otros géneros relevantes incluyen a *Pseudomonas*, *Agrobacterium*, *Streptomyces* y *Burkholderia* (Elnahal et al., 2022; Furmanczyk & Malusà, 2023). *Bacillus thuringiensis*, conocido por su uso contra insectos, logró un control del 100% en los juveniles de *Meloidogyne incognita*, además redujo significativamente las masas de huevos, la población de hembras y los nudos en las raíces. De forma

similar, otra cepa de *B. thuringiensis* mostró una actividad nematicida de hasta el 88,80% en arroz infestado por *Aphelenchoides besseyi* (Yadav et al., 2025).

Bacillus megaterium, *Pseudomonas resinovorans* y *Sphingobacterium daejeonense* han mostrado su potencial para controlar diferentes especies de nematodos. La bacteria *Pseudomonas simiae*, por ejemplo, produce dipeptídos cílicos con una fuerte actividad nematicida. Otro ejemplo es la bacteria formadora de endosporas *Pasteuria penetrans*, que parasita a los juveniles de nematodos, inmovilizándolos e impidiendo que infecten las raíces. Estas esporas germinan dentro del nematodo, causando su muerte. Además, se ha demostrado que cepas de *Serratia plymuthica* y *Pseudomonas protegens* no solo reducen el número de agallas en las raíces y masas de huevos, sino que, en el caso de *P. protegens*, también mejoran el desarrollo y la germinación de las semillas. Otro ejemplo es *Agrobacterium radiobacter*, la cual previene la penetración de nematodos del género *Globodera* en las raíces de la papa (Aioub et al., 2022). Se ha observado además que *B. cereus* reduce significativamente las poblaciones de *Meloidogyne javanica* y *M. incognita* en las raíces de *Arabidopsis* al inducir una resistencia sistémica en la planta. Las especies clave de *Bacillus*, incluyendo *Bt*, *B. subtilis* y *B. cereus*, producen diversos compuestos nematicidas, tales como proteínas Cry, quitinasas y lipopéptidos, los cuales exhiben una actividad de amplio espectro contra los nematodos (Jiang et al., 2020; Vasantha-Srinivasan et al., 2025). *B. subtilis* contribuye a la salud de las plantas por medio de la producción de antibióticos como la iturina, que interfiere con la orientación de los nematodos del género *Pratylenchus*, y también libera hormonas que estimulan el crecimiento vegetal (Borges et al., 2025). Además, se han documentado efectos sinérgicos entre diferentes cepas bacterianas. Un estudio encontró que las raíces de tomate tratadas con una combinación de *P. fluorescens* y *Bacillus subtilis* mostraron una mayor actividad enzimática para la disminución de las poblaciones de *M. incognita* (Aioub et al., 2022). El consorcio fortificado entre *Pseudomonas* spp. y extractos de neem, amapola rosa y semillas de mostaza demostró una eficacia superior en la reducción de la eclosión de huevos y la formación de agallas en comparación con los componentes individuales (Panpatte et al., 2021). En un estudio realizado por (Mata et al., 2025), un consorcio compuesto de *Bacillus amyloliquefaciens* y *Pseudomonas capeferrum* demostró una actividad nematicida del 100% contra *Meloidogyne hapla* y *M. incognita* sin afectar a *C.*

elegans, lo que sugiere un mecanismo de acción dirigido, probablemente mediado por metabolitos secundarios como los lipopéptidos. Por tanto, es esencial identificar los mecanismos involucrados en la actividad nematicida de PGPR y sus interacciones con otros agentes de biocontrol. El uso de estos agentes de biocontrol microbiano (BCA) elimina los efectos negativos de los pesticidas químicos, proporcionando una solución sostenible para aumentar la productividad agrícola a largo plazo (Yadav et al., 2025).

6. Problemas y perspectivas futuras sobre biofertilizantes y biopesticidas

La deficiencia de P es el factor limitante para la productividad de los cultivos en más del 40% de las tierras cultivables del mundo (Emami-Karvani & Chitsaz-Esfahani, 2021). Para satisfacer la demanda de P de las plantas durante su crecimiento, se requiere una cantidad considerable de fertilizante fosfatado (Dong et al., 2023). Sin embargo, una gran parte del fertilizante de P aplicado se fija rápidamente en el suelo debido a los procesos de adsorción y fijación del P (Dejene et al., 2023), lo que resulta en una baja eficiencia de utilización del fertilizante, que oscila entre el 10% y el 25% (Pang et al., 2024).

El suelo contiene macro y micronutrientes. Sin embargo, muchos existen en formas insolubles o complejas, lo que los hace inaccesibles a las plantas (Bhat et al., 2024). Las rizobacterias pueden ayudar a fijar el nitrógeno atmosférico y convertirlo directamente en amoníaco, solubilizar y movilizar fósforo, haciéndolo fácilmente disponible para las plantas, junto con nutrientes como potasio, azufre, zinc y silicatos (Xing et al., 2025). Los biofertilizantes ayudan a mejorar la textura, la estructura y la capacidad de retención de agua del suelo, protegen las plantas del estrés por salinidad y sequía y, por lo tanto, se consideran una opción sostenible para preservar la salud del suelo (Pradhan et al., 2025). Por otro lado, las rizobacterias también pueden actuar como biopesticidas, con actividad nematófaga. Estos microbios pueden colonizar la rizósfera y ejercer su efecto mediante diversos mecanismos, así como competir por espacio y nutrientes en la zona radicular. Adicionalmente, algunas rizobacterias estimulan las defensas sistémicas de la planta, aumentando su tolerancia frente al ataque de estos patógenos. La combinación de estas estrategias convierte a las rizobacterias en agentes de biocontrol eficientes y sostenibles, con un alto potencial de aplicación en programas de manejo integrado de nematodos. Por este motivo, se evaluó la tendencia

de las investigaciones por medio de un análisis bibliométrico.

La Figura 4a muestra el mapeo de co-ocurrencia de palabras claves usando VOSviewer. Las palabras claves más recientes se encuentran en nodos de color amarillo, mientras que las antiguas en color violeta. Los estudios se enfocan en analizar el enfoque

ecológico, las interacciones en el suelo y la salud de los cultivos agrícolas (Timofeeva et al., 2022). En este sentido, las ribobacterias solubilizadoras de fósforo están siendo evaluadas para mejorar su capacidad de colonización, modo de acción y formas de aplicación en diferentes tipos de cultivos (Alori et al., 2017), con la finalidad de desarrollar tecnologías inocuas para la producción de alimentos (Aloo et al., 2022), y así lograr la seguridad alimentaria reduciendo los impactos ocasionados en el ambiente.

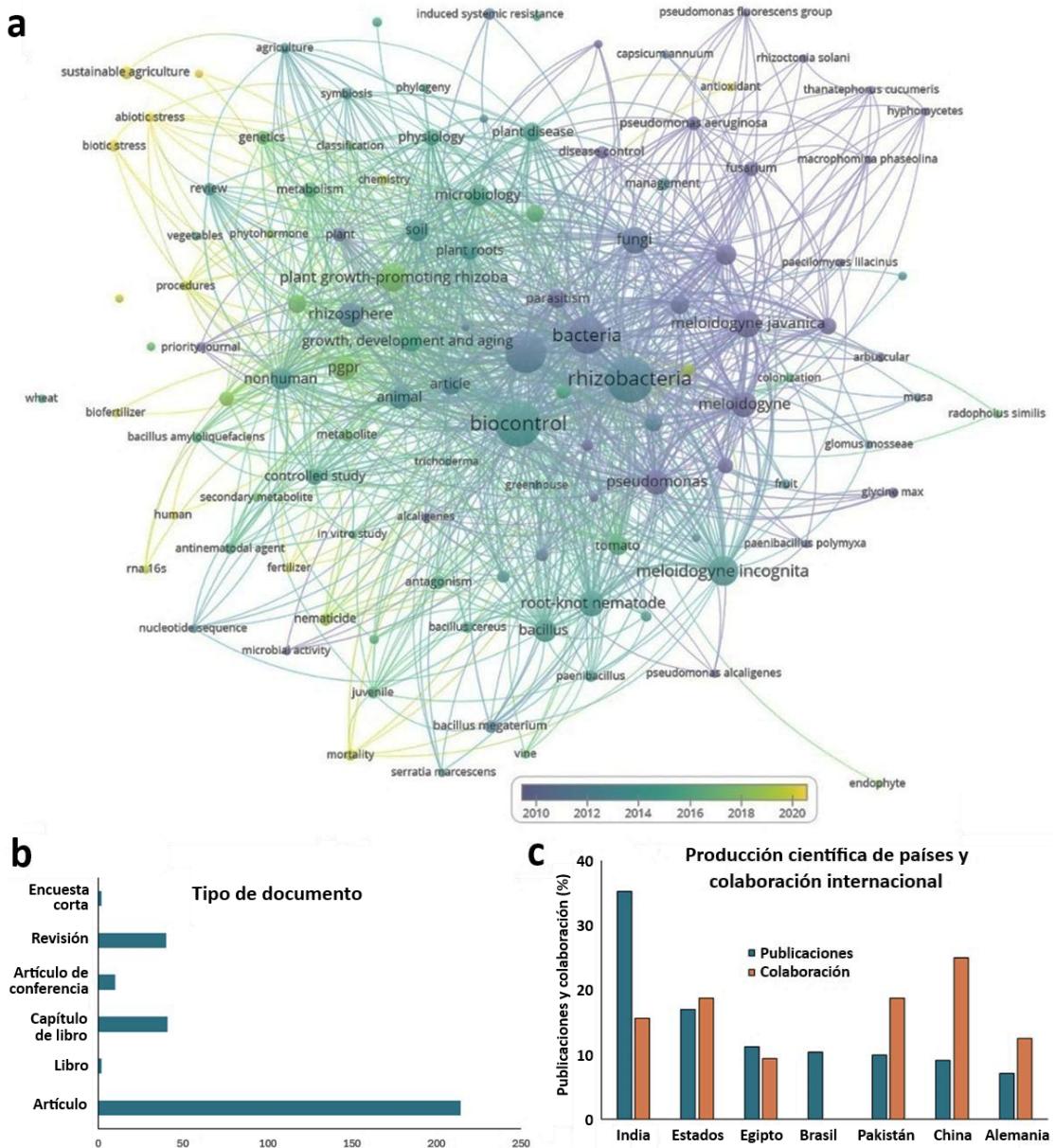


Figura 4. a) Visualización de mapa de redes en VOSviewer para la co-ocurrencia de las palabras claves de autor durante el periodo 1991 al 2025. b) Tipos de documentos recopilados desde 1991 al 2025 sobre rizobacterias en el biocontrol de nemátodos. c) Producción científica por países y colaboración internacional. Información obtenida de la base de datos Scopus (criterios de búsqueda TITLE-ABS-KEY: "Rizobacteria" and "Nematode"), habiéndose encontrado 310 documentos.

De acuerdo con la productividad científica, el 69% de los documentos corresponde a artículos originales derivados de investigaciones, mientras que el 13% son revisiones y otro 13% capítulos de libros. El 5% restante incluye libros, artículos de conferencia y comunicaciones breves (**Figura 4b**). Por otro lado, India es el país con mayor número de publicaciones de acuerdo con el análisis bibliométrico (**Figura 4c**), esto se refuerza con un estudio previo, donde se menciona que la mayoría de los estudios proceden de la India y que los principales géneros microbianos descritos fueron *Bacillus*, *Pseudomonas* y *Enterobacter*; y los mecanismos PGPR más investigados fueron: producción de ácido indolacético (AIA), solubilización de fosfato, antagonismo y producción de sideróforos (**Castaño et al., 2021**). Hoy en día, pocos microorganismos se han comercializado como biofertilizantes, y la mayoría se encuentran particularmente en India (**Soumare et al., 2020**).

7. Conclusiones

La presente revisión se centró en las rizobacterias con potencial para promover el crecimiento vegetal por su utilidad en la solubilización de fuentes orgánicas e inorgánicas de fosforo y su capacidad para competir mediante interacciones ecológicas frente a los nematodos. En general, los artículos científicos y de revisión respaldan la posibilidad de inocular microorganismos para la solubilización de fosfato y el control biológico de nematodos. Estos microorganismos son potenciales recursos como biofertilizantes y biopesticidas que han sido empleados con éxito en diferentes cultivos agrícolas, en varias partes del mundo.

Aunque el uso de rizobacterias y sus metabolitos han mostrado efectos positivos en condiciones de laboratorio, invernadero y campo, resulta fundamental validar su eficacia a mayor escala, especialmente en escenarios donde las variaciones de temperatura, asociadas al cambio climático, pueden influir en su desempeño. En este contexto, las rizobacterias destacan no solo por su capacidad para promover el crecimiento vegetal mediante la solubilización de nutrientes, la producción de fitohormonas y la inducción de defensas sistémicas, sino también por su acción nematófaga, al secretar enzimas y metabolitos que afectan la viabilidad de los nematodos fitoparásitos. Considerando la alta relevancia económica de estos patógenos, la identificación y el desarrollo de tecnologías basadas en rizobacterias se perfilan como una estrategia innovadora y sostenible para responder a las necesidades actuales y futuras de los agricultores.

Esta revisión confirma que el uso de bacterias que ayudan a las plantas y, al mismo tiempo combaten nematodos, es una de las mejores estrategias para una agricultura sostenible. Sin embargo, para que estas soluciones funcionen en un contexto real, los próximos estudios deben enfocarse en cómo estas bacterias sobreviven en el campo, especialmente ante los cambios de temperatura y sequía causados por el cambio climático. El éxito de estas herramientas dependerá de progresar desde el conocimiento de bacterias aisladas e incursionar con el estudio de consorcios bacterianos. Esto permitirá asegurar que el fósforo llegue a la planta y que los nematodos sean controlados de forma efectiva en diferentes tipos de suelo. Además, resulta prioritario explorar el diseño de microbiomas sintéticos mediante técnicas de edición genética y el estudio del quorum sensing, permitiendo que las rizobacterias actúen de forma coordinada y resiliente con los endófitos y asociaciones microbianas relacionadas a la planta. Finalmente, es clave mejorar la forma en que se fabrican estos productos para incrementar el tiempo de almacenamiento y estudiar a fondo los procesos genéticos que activan las defensas de las plantas. Solo así podremos ofrecer a los agricultores soluciones innovadoras que trabajen en múltiples condiciones.

ORCID

- M. Vera-Morales  <https://orcid.org/0000-0003-2342-6269>
 E. Leiva-Pantoya  <https://orcid.org/0009-0003-9908-0564>
 M. F. Ratti  <https://orcid.org/0000-0003-3725-8921>

Referencias bibliográficas

- Afzal, A., & Mukhtar, T. (2024). Revolutionizing nematode management to achieve global food security goals—An overview. *Helixon*, 10(3), e25325. <https://doi.org/10.1016/j.helixon.2024.e25325>
- Afzal, I., Shinwari, Z. K., Sikandar, S., & Shahzad, S. (2019). Plant beneficial endophytic bacteria: Mechanisms, diversity, host range and genetic determinants. *Microbiological Research*, 221, 36-49. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2019.02.001>
- Ahemad, M., & Kibret, M. (2013). Mechanisms and applications of plant growth promoting rhizobacteria: Current perspective. *Journal of King Saud University – Science*, 26(1), 1-20. <https://doi.org/10.1016/j.jksus.2013.05.001>
- Aioub, A. A. A., Elesawy, A. E., & Ammar, E. E. (2022). Plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) and their role in plant-parasitic nematodes control: A fresh look at an old issue. *Journal of Plant Diseases and Protection*, 129(6), 1305-1321. <https://doi.org/10.1007/s41348-022-00642-3>
- Aijjah, N., Fiodor, A., Pandey, A. K., Rana, A., & Pranaw, K. (2023). Plant Growth-Promoting Bacteria (PGPB) with Biofilm-Forming Ability: A Multifaceted Agent for Sustainable Agriculture. *Diversity*, 15(1), Article 1. <https://doi.org/10.3390/d15010112>
- Aloo, B. N., Tripathi, V., Makumba, B. A., & Mbega, E. R. (2022). Plant growth-promoting rhizobacterial biofertilizers for crop production: The past, present, and future. *Frontiers in Plant Science*, 13. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1002448>

- Alori, E. T., Glick, B. R., & Babalola, O. O. (2017). Microbial Phosphorus Solubilization and Its Potential for Use in Sustainable Agriculture. *Frontiers in Microbiology*, 8. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.00971>
- Alotaibi, B. A., Yoder, E., Brennan, M. A., & Kassem, H. S. (2021). Perception of organic farmers towards organic agriculture and role of extension. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 28(5), 2980-2986. <https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2021.02.037>
- Amorim, D. J., Tsujimoto, T. F., Baldo, F. B., Leite, L. G., Ricardo Harakava, Wilcken, S. R. S., Gabia, A. A., & Amorim, D. J. (2024). *Bacillus*, *Pseudomonas* and *Serratia* control *Meloidogyne incognita* (Rhabditida: Meloidogynidae) and promote the growth of tomato plants. *Rhizosphere*, 37, 100935. <https://doi.org/10.1016/j.rhisph.2024.100935>
- Anand, A., & Srivastava, P. K. (2012). A Molecular Description of Acid Phosphatase. *Applied Biochemistry and Biotechnology*, 167(8), 2174-2197. <https://doi.org/10.1007/s12010-012-9694-8>
- Anikwe, M. A. N., & Ife, K. (2023). The role of soil ecosystem services in the circular bioeconomy. *Frontiers in Soil Science*, Volume 3-2023. <https://www.frontiersin.org/journals/soil-science/articles/10.3389/fsoil.2023.1209100>
- Antil, S., Kumar, R., Pathak, D. V., & Kumari, A. (2023). Recent advances in utilizing bacteria as biocontrol agents against plant parasitic nematodes emphasizing *Meloidogyne* spp. *Biological Control*, 183, 105244. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2023.105244>
- Arai, Y., & Sparks, D. L. (2007). Phosphate Reaction Dynamics in Soils and Soil Components: A Multiscale Approach. En D. L. Sparks (Ed.), *Advances in Agronomy* (Vol. 94, pp. 135-179). Academic Press. [https://doi.org/10.1016/S0065-2119\(06\)94003-6](https://doi.org/10.1016/S0065-2119(06)94003-6)
- Ayaz, M., Zhao, J.-T., Zhao, W., Chi, Y.-K., Ali, Q., Ali, F., Khan, A. R., Yu, Q., Yu, J.-W., Wu, W.-C., Qi, R.-D., & Huang, W.-K. (2024). Biocontrol of plant parasitic nematodes by bacteria and fungi: A multi-omics approach for the exploration of novel nematicides in sustainable agriculture. *Frontiers in Microbiology*, 15. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2024.1433716>
- Bakki, M., Banane, B., Marhane, O., Esmaeeli, Q., Hatimi, A., Barka, E. A., Azim, K., & Bouizgarne, B. (2024). Phosphate solubilizing *Pseudomonas* and *Bacillus* combined with rock phosphates promoting tomato growth and reducing bacterial canker disease. *Frontiers in Microbiology*, 15. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2024.1289466>
- Balaban, N. P., Suleimanova, A. D., Valeeva, L. R., Chastukhina, I. B., Rudakova, N. L., Sharipova, M. R., & Shakirov, E. V. (2016). Microbial Phytases and Phytate: Exploring Opportunities for Sustainable Phosphorus Management in Agriculture. *American Journal of Molecular Biology*, 7(1), 11-29. <https://doi.org/10.4236/ajmb.2017.71002>
- Bargaz, A., Elhaissoufi, W., Khourchi, S., Benmrid, B., Borden, K. A., & Rchiad, Z. (2021). Benefits of phosphate solubilizing bacteria on belowground crop performance for improved crop acquisition of phosphorus. *Microbiological Research*, 252, 126842. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2021.126842>
- Basyony, A. G., & Abo-Zaid, G. A. (2018). Biocontrol of the root-knot nematode, *Meloidogyne incognita*, using an eco-friendly formulation from *Bacillus subtilis*, lab. And greenhouse studies. *Egyptian Journal of Biological Pest Control*, 28(1), 87. <https://doi.org/10.1186/s41938-018-0094-4>
- Bestami, M. (2020). Biological control by Plant Growth Promoting Rhizobacteria. *Algerian Journal of Biosciences*, 1(2), 030-036. <https://doi.org/10.57056/ajb.v1i2.31>
- Bhat, M. A., Mishra, A. K., Shah, S. N., Bhat, M. A., Jan, S., Rahman, S., Baek, K.-H., & Jan, A. T. (2024). Soil and Mineral Nutrients in Plant Health: A Prospective Study of Iron and Phosphorus in the Growth and Development of Plants. *Current Issues in Molecular Biology*, 46(6), 5194-5222. <https://doi.org/10.3390/cimb46060312>
- Bi, Q.-F., Zheng, B.-X., Lin, X.-Y., Li, K.-J., Liu, X.-P., Hao, X.-L., Zhang, H., Zhang, J.-B., Jaisi, D. P., & Zhu, Y.-G. (2018). The microbial cycling of phosphorus on long-term fertilized soil: Insights from phosphate oxygen isotope ratios. *Chemical Geology*, 483, 56-64. <https://doi.org/10.1016/j.chemgeo.2018.02.013>
- Borges, J. F., Campos, J. R., Rocha, S. M. B., Silva, J. M. da, Barbosa, L. M. de P., Costa, M. K. L., Puerari, H. H., Pereira, A. P. de A., de Medeiros, E. V., Mendes, L. W., & Araujo, A. S. F. (2025). *Bacillus* species suppress *Pratylenchus* in roots and shape the bacterial community in the rhizosphere of lima bean. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 139, 102753. <https://doi.org/10.1016/j.pmp.2025.102753>
- Cao, H., Jiao, Y., Yin, N., Li, Y., Ling, J., Mao, Z., Yang, Y., & Xie, B. (2019). Analysis of the activity and biological control efficacy of the *Bacillus subtilis* strain Bs-1 against *Meloidogyne incognita*. *Crop Protection*, 122, 125-135. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2019.04.021>
- Castaño, A. M. P., Durango, D. P. M., Polanco-Echeverry, D., & Arias, J. A. C. (2021). Rizobacterias promotoras de crecimiento vegetal (PGPR): Una revisión sistemática 1990-2019. *Revista de Investigación Agraria y Ambiental*, 12(2), 161-178.
- Cendra, M. del M., & Torrents, E. (2021). *Pseudomonas aeruginosa* biofilms and their partners in crime. *Biotechnology Advances*, 49, 107734. <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2021.107734>
- Cheng, F., Wang, D., Wang, J., Wang, X., Long, M., Sun, S., Zhu, C., Cheng, J., Tan, X., Zhang, D., & Liu, Y. (2025). The nematicidal activity of *Bacillus thuringiensis* Cry1Ia36 expressing in *Escherichia coli*. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 211, 106419. <https://doi.org/10.1016/j.pestbp.2025.106419>
- Davies, K. G., Mohan, S., Phani, V., & Srivastava, A. (2023). Exploring the mechanisms of host-specificity of a hyperparasitic bacterium (*Pasteuria* spp.) with potential to control tropical root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.): Insights from *Caenorhabditis elegans*. *Frontiers in Cellular and Infection Microbiology*, 13. <https://doi.org/10.3389/fcimb.2023.1296293>
- de Weert, S., Vermeiren, H., Mulders, I. H. M., Kuiper, I., Hendrickx, N., Bloemberg, G. V., Vanderleyden, J., De Mot, R., & Lugtenberg, B. J. J. (2002). Flagella-Driven Chemotaxis Towards Exudate Components Is an Important Trait for Tomato Root Colonization by *Pseudomonas fluorescens*. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 15(11), 1173-1180. <https://doi.org/10.1094/MPMI.2002.15.11.1173>
- Dehghanian, S. Z., Abdollahi, M., Charehgani, H., & Niazi, A. (2020). Combined of salicylic acid and *Pseudomonas fluorescens* CHA0 on the expression of *PR1* gene and control of *Meloidogyne javanica* in tomato. *Biological Control*, 141, 104134. <https://doi.org/10.1016/j.bioco.2019.104134>
- Dejene, M., Abera, G., & Desalegn, T. (2023). The Effect of Phosphorus Fertilizer Sources and Lime on Acidic Soil Properties of Mollis Rhodic Nitisol in Welmera District, Central Ethiopia. *Applied and Environmental Soil Science*, 2023, e7002816. <https://doi.org/10.1155/2023/7002816>
- Devi, P. I., Manjula, M., & Bhavani, R. V. (2022). Agrochemicals, Environment, and Human Health. *Annual Review of Environment and Resources*, 47(Volume 47, 2022), 399-421. <https://doi.org/10.1146/annurev-environ-120920-111015>
- Dhir, B. (2017). Biofertilizers and Biopesticides: Eco-friendly Biological Agents. En R. Kumar, A. K. Sharma, & S. S. Ahluwalia (Eds.), *Advances in Environmental Biotechnology* (pp. 167-188). Springer. https://doi.org/10.1007/978-981-10-4041-2_10
- Díaz-Manzano, F. E., Amora, D. X., Martínez-Gómez, Á., Moelbak, L., & Escobar, C. (2023). Biocontrol of *Meloidogyne* spp. In *Solanum lycopersicum* using a dual combination of *Bacillus* strains. *Frontiers in Plant Science*, 13. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1077062>
- Diyapoglu, A., Oner, M., & Meng, M. (2022). Application Potential of Bacterial Volatile Organic Compounds in the Control of Root-Knot Nematodes. *Molecules*, 27(14), Article 14. <https://doi.org/10.3390/molecules27144355>

- Dong, Z., Liu, Y., Li, M., Ci, B., Lu, X., Feng, X., Wen, S., & Ma, F. (2023). Effect of different NPK fertilization timing sequences management on soil-petiole system nutrient uptake and fertilizer utilization efficiency of drip irrigation cotton. *Scientific Reports*, 13(1), 14287. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-40620-9>
- El-Nagdi, W. M. A., & Abd-El-Khair, H. (2019). Application of *Bacillus* species for controlling root-knot nematode *Meloidogyne incognita* in eggplant. *Bulletin of the National Research Centre*, 43(1), 154. <https://doi.org/10.1186/s42269-019-0187-6>
- Elnahal, A. S. M., El-Saadony, M. T., Saad, A. M., Desoky, E.-S. M., El-Tahan, A. M., Rady, M. M., AbuQamar, S. F., & El-Tarably, K. A. (2022). The use of microbial inoculants for biological control, plant growth promotion, and sustainable agriculture: A review. *European Journal of Plant Pathology*, 162(4), 759-792. <https://doi.org/10.1007/s10658-021-02393-7>
- Emami-Karvani, Z., & Chitsaz-Esfahani, Z. (2021). Phosphorus Solubilization: Mechanisms, Recent Advancement and Future Challenge. En A. N. Yadav (Ed.), *Soil Microbiomes for Sustainable Agriculture: Functional Annotation* (pp. 85-131). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-030-73507-4_4
- Espinosa-Palomeque, B., Jiménez-Pérez, O., Ramírez-Gottfried, R. I., Preciado-Rangel, P., Buendía-García, A., Sifuentes, G. Z., Sariñana-Navarrete, M. A., & Rivas-García, T. (2025). Biocontrol of Phytopathogens Using Plant Growth Promoting Rhizobacteria: Bibliometric Analysis and Systematic Review. *Horticulturae*, 11(3), 271. <https://doi.org/10.3390/horticulturae11030271>
- FAO, I. (2021). *The State of Food Security and Nutrition in the World 2021: Transforming Food Systems*. <https://coalink.org/20.500.12592/p0dx35>
- Flemming, H.-C., Wingender, J., Szewzyk, U., Steinberg, P., Rice, S. A., & Kjelleberg, S. (2016). Biofilms: An emergent form of bacterial life. *Nature Reviews Microbiology*, 14(9), 563-575. <https://doi.org/10.1038/nrmicro.2016.94>
- Furmanczyk, E. M., & Malusà, E. (2023). Control of Nematodes in Organic Horticulture Exploiting the Multifunctional Capacity of Microorganisms. *Horticulturae*, 9(8). <https://doi.org/10.3390/horticulturae9080920>
- Gai, Y., & Wang, H. (2024). Plant Disease: A Growing Threat to Global Food Security. *Agronomy*, 14(8). <https://doi.org/10.3390/agronomy1408165>
- Gamalero, E., & Glick, B. R. (2020). The Use of Plant Growth-Promoting Bacteria to Prevent Nematode Damage to Plants. *Biology*, 9(11), Article 11. <https://doi.org/10.3390/biology9110381>
- Geng, C., Nie, X., Tang, Z., Zhang, Y., Lin, J., Sun, M., & Peng, D. (2016). A novel serine protease, Sep1, from *Bacillus firmus* DS-1 has nematicidal activity and degrades multiple intestinal-associated nematode proteins. *Scientific Reports*, 6(1), 25012. <https://doi.org/10.1038/srep25012>
- Ghahremani, Z., Escudero, N., Beltrán-Anadón, D., Saus, E., Cunquero, M., Andilla, J., Loza-Alvarez, P., Gabaldón, T., & Sorribas, F. J. (2020). *Bacillus firmus* Strain I-1582, a Nematode Antagonist by Itself and Through the Plant. *Frontiers in Plant Science*, 11. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00796>
- Ghosh, R., Barman, S., & Mandal, N. C. (2019). Phosphate deficiency induced biofilm formation of *Burkholderia* on insoluble phosphate granules plays a pivotal role for maximum release of soluble phosphate. *Scientific Reports*, 9, 5477. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-41726-9>
- Giblin-Davis, R. M., Williams, D. S., Bekal, S., Dickson, D. W., Brito, J. A., Becker, J. O., & Preston, J. F. (2003). 'Candidatus *Pasteuria usgae*' sp. Nov., an obligate endoparasite of the phytoparasitic nematode *Belonolaimus longicaudatus*. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 53(1), 197-200. <https://doi.org/10.1099/ijss.0.02290-0>
- Gómez Expósito, R., Postma, J., Raaijmakers, J. M., & De Brujin, I. (2015). Diversity and Activity of *Lysobacter* species from Disease Suppressive Soils. *Frontiers in Microbiology*, 6. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2015.01243>
- Gómez-Godínez, L. J., Aguirre-Noyola, J. L., Martínez-Romero, E., Arteaga-Garibay, R. I., Ireta-Moreno, J., & Ruvalcaba-Gómez, J. M. (2023). A Look at Plant-Growth-Promoting Bacteria. *Plants*, 12(8), 1668. <https://doi.org/10.3390/plants12081668>
- Guardiola-Márquez, C. E., Santos-Ramírez, M. T., Figueroa-Montes, M. L., Valencia-de los Cobos, E. O., Stamatís-Félix, I. J., Navarro-López, D. E., & Jacobo-Velázquez, D. A. (2023). Identification and Characterization of Beneficial Soil Microbial Strains for the Formulation of Biofertilizers Based on Native Plant Growth-Promoting Microorganisms Isolated from Northern Mexico. *Plants*, 12(18), Article 18. <https://doi.org/10.3390/plants12183262>
- Hallama, M., Pekrun, C., Mayer-Gruner, P., Uksa, M., Abdullaeva, Y., Pilz, S., Schlotter, M., Lambers, H., & Kandeler, E. (2022). The role of microbes in the increase of organic phosphorus availability in the rhizosphere of cover crops. *Plant and Soil*, 476(1), 353-373. <https://doi.org/10.1007/s11104-022-05340-5>
- Hamze, R., & Ruiu, L. (2022). *Brevibacillus laterosporus* as a Natural Biological Control Agent of Soil-Dwelling Nematodes. *Agronomy*, 12(11), 2686. <https://doi.org/10.3390/agronomy12112686>
- Haq, A. ul, Shahid, M., Niaz, M. Z., Mahmood, K., Yaseen, U., & Khan, M. T. A. (2022). Evaluation of Nematicidal Potential of Plant Growth Promoting Rhizobacteria against *Meloidogyne incognita*. *Plant Bulletin*, 1(2), 83-90. <https://doi.org/10.55627/pbulletin.001.02.0222>
- Haque, Md. M., Mosharaf, M. K., Khatun, M., Haque, Md. A., Biswas, Md. S., Islam, Md. S., Islam, Md. M., Shozib, H. B., Miah, Md. M. U., Molla, A. H., & Siddiquee, M. A. (2020). Biofilm Producing Rhizobacteria With Multiple Plant Growth-Promoting Traits Promote Growth of Tomato Under Water-Deficit Stress. *Frontiers in Microbiology*, 11, 542053. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.542053>
- Hu, Y., You, J., Wang, Y., Long, Y., Wang, S., Pan, F., & Yu, Z. (2022). Biocontrol efficacy of *Bacillus velezensis* strain YS-AT-DS1 against the root-knot nematode *Meloidogyne incognita* in tomato plants. *Frontiers in Microbiology*, 13. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.1035748>
- Huang, M., Bulut, A., Shrestha, B., Matera, C., Grundler, F. M. W., & Schleker, A. S. S. (2021). *Bacillus firmus* I-1582 promotes plant growth and impairs infection and development of the cyst nematode *Heterodera schachtii* over two generations. *Scientific Reports*, 11(1), 14114. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-93567-0>
- Jagadeeswaran, R., Singh, B., & Dubey, J. (2024). Isolation of *Pasteuria penetrans*, an obligate hyper-parasite, infecting root knot nematode, *Meloidogyne* spp. From the rhizosphere of pulses in India. *Egyptian Journal of Biological Pest Control*, 34(1), 9. <https://doi.org/10.1186/s41938-024-00775-7>
- Jiang, C., Fan, Z., Li, Z., Niu, D., Li, Y., Zheng, M., Wang, Q., Jin, H., & Guo, J. (2020). *Bacillus cereus* AR156 triggers induced systemic resistance against *Pseudomonas syringae* pv. Tomato DC3000 by suppressing miR472 and activating CNLs-mediated basal immunity in *Arabidopsis*. *Molecular Plant Pathology*, 21(6), 854-870. <https://doi.org/10.1111/mpp.12935>
- Kalayu, G. (2019). Phosphate solubilizing microorganisms: Promising approach as biofertilizers. *International Journal of Agronomy*, 2019, e4917256. <https://doi.org/10.1155/2019/4917256>
- Kaur, G., & Reddy, M. S. (2013). Phosphate solubilizing rhizobacteria from an organic farm and their influence on the growth and yield of maize (*Zea mays* L.). *The Journal of General and Applied Microbiology*, 59(4), 295-303. <https://doi.org/10.2323/jgam.59.295>
- Khasheï, B., Mahmoodi, P., & Mohammadzadeh, A. (2021). Siderophores: Importance in bacterial pathogenesis and

- applications in medicine and industry. *Microbiological Research*, 250, 126790. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2021.126790>
- Kokalis-Burelle, N. (2015). *Pasteuria penetrans* for Control of *Meloidogyne incognita* on Tomato and Cucumber, and *M. arenaria* on Snapdragon. *Journal of Nematology*, 47(3), 207-213.
- Ku, Y.-S., Cheng, S.-S., Luk, C.-Y., Leung, H.-S., Chan, T.-Y., & Lam, H.-M. (2025a). Deciphering metabolite signalling between plant roots and soil pathogens to design resistance. *BMC Plant Biology*, 25(1), 308. <https://doi.org/10.1186/s12870-025-06321-3>
- Ku, Y.-S., Cheng, S.-S., Luk, C.-Y., Leung, H.-S., Chan, T.-Y., & Lam, H.-M. (2025b). Deciphering metabolite signalling between plant roots and soil pathogens to design resistance. *BMC Plant Biology*, 25(1), 308. <https://doi.org/10.1186/s12870-025-06321-3>
- Kusakabe, A., Molnár, I., & Stock, S. P. (2023). Photorhabdus-Derived Secondary Metabolites Reduce Root Infection by *Meloidogyne incognita* in Cowpea. *Plant Disease*, 107(11), 3383-3388. <https://doi.org/10.1094/PDIS-11-22-2574-SC>
- Kusakabe, A., Wang, C., Xu, Y., Molnár, I., & Stock, S. P. (2022). Selective Toxicity of Secondary Metabolites from the Entomopathogenic Bacterium *Phototrophus luminescens sonorensis* against Selected Plant Parasitic Nematodes of the Tylenchina Suborder. *Microbiology Spectrum*, 10(1), e02577-21. <https://doi.org/10.1128/spectrum.02577-21>
- Li, Y., Xu, Z., Zhang, L., Chen, W., & Feng, G. (2024). Dynamics between soil fixation of fertilizer phosphorus and biological phosphorus mobilization determine the phosphorus budgets in agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 375, 109174. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2024.109174>
- Liu, M., Philp, J., Wang, Y., Hu, J., Wei, Y., Li, J., Ryder, M., Toh, R., Zhou, Y., Denton, M. D., Wu, Y., & Yang, H. (2022). Plant growth-promoting rhizobacteria *Burkholderia vietnamensis* B418 inhibits root-knot nematode on watermelon by modifying the rhizosphere microbial community. *Scientific Reports*, 12(1), 8381. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-12472-2>
- Lottl, J. N. A., Ockenden, I., Raboy, V., & Batten, G. D. (2000). Phytic acid and phosphorus in crop seeds and fruits: A global estimate. *Seed Science Research*, 10(1), 11-33. <https://doi.org/10.1017/S0960258500000039>
- Luttkholt, L. W. M. (2007). Principles of organic agriculture as formulated by the International Federation of Organic Agriculture Movements. *NJAS - Wageningen Journal of Life Sciences*, 54(4), 347-360. [https://doi.org/10.1016/S1573-5214\(07\)80008-X](https://doi.org/10.1016/S1573-5214(07)80008-X)
- Mahmoud, A. M., El-Eslamboly, A. A., Adam, M., & Maraey, M. A. (2025). Biocontrol of *Meloidogyne incognita* and Vegetative Growth Stimulation in Tomato 'Money-maker' Plants by Egyptian Soil Bacteria. *Egyptian Journal of Biological Pest Control*, 35(1), 24. <https://doi.org/10.1186/s41938-025-00860-5>
- Massucato, L. R., Silva, M. B., Mosela, M., Watanabe, L. S., Afonso, L., et al. (2025). Enzymatic Activity and Organic Acid Profile of Phosphate-Solubilizing Bacterial Inoculants and Their Agronomic Effectiveness in Soybean. *Microorganisms*, 13(9), 2016. <https://doi.org/10.3390/microorganisms13092016>
- Mata, A. S., Cruz, C., Gaspar, J. R., Abrantes, I., Conceição, I. L., Moreira, P. V., & Proença, D. N. (2025). Plant growth-promoting bacteria as biological control agents for sustainable agriculture: Targeting root-knot nematodes. *Frontiers in Plant Science*, Volume 16-2025. <https://www.frontiersin.org/journals/plant-science/articles/10.3389/fpls.2025.1567265>
- Mhatre, P. H., Karthik, C., Kadirvelu, K., Divya, K. L., Venkatasalam, E. P., Srinivasan, S., Ramkumar, G., Saranya, C., & Shanmuganathan, R. (2019). Plant growth promoting rhizobacteria (PGPR): A potential alternative tool for nematodes bio-control. *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology*, 17, 119-128. <https://doi.org/10.1016/j.biob.2018.11.009>
- Migliorini, P., & Wezel, A. (2017). Converging and diverging principles and practices of organic agriculture regulations and agroecology. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 37(6), 63. <https://doi.org/10.1007/s13593-017-0472-4>
- Migunova, V. D., & Sasanelli, N. (2021). Bacteria as Biocontrol Tool against Phytoparasitic Nematodes. *Plants*, 10(2), Article 2. <https://doi.org/10.3390/plants10020389>
- Nadeem, H., Niazi, P., Asif, M., Kaskavalci, G., & Ahmad, F. (2021). Bacterial strains integrated with surfactin molecules of *Bacillus subtilis* MTCC441 enrich nematocidal activity against *Meloidogyne incognita*. *Plant Biology*, 23(6), 1027-1036. <https://doi.org/10.1111/plb.13301>
- Ngalimat, M. S., Mohd Hata, E., Zulperi, D., Ismail, S. I., Ismail, M. R., Mohd Zainudin, N. A. I., Saidi, N. B., & Yusof, M. T. (2021). Plant Growth-Promoting Bacteria as an Emerging Tool to Manage Bacterial Rice Pathogens. *Microorganisms*, 9(4), 682. <https://doi.org/10.3390/microorganisms9040682>
- Niazi, P. (2024). Isolation and Characterization of a (Surfactin-Like Molecule) Produced by *Bacillus subtilis*: Antagonistic Impact on Root-Knot Nematodes. *Scientific Research Communications*, 4(2). <https://doi.org/10.52460/src.2024.010>
- Nikoo, F. S., Sahebani, N., Aminian, H., Mokhtarnajad, L., & Ghaderi, R. (2014). Induction of systemic resistance and defense-related enzymes in tomato plants using *Pseudomonas fluorescens* CHAO and salicylic acid against root-knot nematode *Meloidogyne javanica*. *Journal of Plant Protection Research*, 54(4), 383-389. <https://doi.org/10.2478/jppr-2014-0057>
- Olabiyi, T. I., Afolabi, L. O., Gbadegyan, T. E., & Airaodion, E. O. (2024). Bio-Efficacy of *Bacillus* Species in the Management of Root-Knot Nematode Pest of Pepper. *Asian Journal of Plant Pathology*, 18(1), 29-38. <https://doi.org/10.3923/ajpp.2024.29.38>
- Pan, L., & Cai, B. (2023). Phosphate-Solubilizing Bacteria: Advances in Their Physiology, Molecular Mechanisms and Microbial Community Effects. *Microorganisms*, 11(12), 2904. <https://doi.org/10.3390/microorganisms11122904>
- Pandian, A., Sarsan, S., Guda Sri Durga, G., & Ravikumar, H. (2024). Chapter 22—Biofertilizers and biopesticides as microbial inoculants in integrated pest management for sustainable agriculture. En R. Pratap Singh, G. Manchanda, S. Sarsan, A. Kumar, & H. Panosyan (Eds.), *Microbial Essentialism* (pp. 485-518). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-13932-1.00010-6>
- Pang, F., Li, Q., Solanki, M. K., Wang, Z., Xing, Y.-X., & Dong, D.-F. (2024). Soil phosphorus transformation and plant uptake driven by phosphate-solubilizing microorganisms. *Frontiers in Microbiology*, 15. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2024.1383813>
- Panpatte, D. G., Shelat, H. N., Jhala, Y. K., & Vyas, R. V. (2021). Fortified bacterial consortium – A novel approach to control root knot nematode in cucumber (*Cucumis sativum*). *Biological Control*, 155, 104528. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2020.104528>
- Parewa, H. P., Joshi, N., Meena, V. S., Joshi, S., Choudhary, A., Ram, M., Meena, S. C., & Jain, L. K. (2021). Chapter 9—Role of biofertilizers and biopesticides in organic farming. En V. S. Meena, S. K. Meena, A. Rakshit, J. Stanley, & C. Srinivasarao (Eds.), *Advances in Organic Farming* (pp. 133-159). Woodhead Publishing. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-822358-1.00009-2>
- Pires, D., Vicente, C. S. L., Menéndez, E., Faria, J. M. S., Rusinque, L., Camacho, M. J., & Inácio, M. L. (2022). The Fight against Plant-Parasitic Nematodes: Current Status of Bacterial and Fungal Biocontrol Agents. *Pathogens*, 11(10). <https://doi.org/10.3390/pathogens11101178>

- Pradhan, N., Singh, S., Saxena, G., Pradhan, N., Koul, M., Kharkwal, A. C., & Sayyed, R. (2025). A review on microbe-mineral transformations and their impact on plant growth. *Frontiers in Microbiology*, 16. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2025.1549022>
- Proença, D. N., Heine, T., Senges, C. H. R., Bandow, J. E., Morais, P. V., & Tischler, D. (2019). Bacterial Metabolites Produced Under Iron Limitation Kill Pinewood Nematode and Attract *Caenorhabditis elegans*. *Frontiers in Microbiology*, 10, 2166. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.02166>
- Puissant, J., Villenave, C., Chauvin, C., Plassard, C., Blanchart, E., & Trap, J. (2021). Quantification of the global impact of agricultural practices on soil nematodes: A meta-analysis. *Soil Biology and Biochemistry*, 161, 108383. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2021.108383>
- Punia, A., Dehal, L., & Chauhan, N. S. (2023). Evidence of the Toxic Potentials of Agrochemicals on Human Health and Biodiversity. En M. C. Ogwu & S. Chibueze Izah (Eds.), *One Health Implications of Agrochemicals and their Sustainable Alternatives* (pp. 105-135). Springer Nature. https://doi.org/10.1007/978-99-3439-3_4
- Quevedo, A., Magdama, F., Castro, J., & Vera-Morales, M. (2022). Interacciones ecológicas de los hongos nematófagos y su potencial uso en cultivos tropicales. *Scientia Agropecuaria*, 13(1), 97-108. <https://doi.org/10.17268/sci.agropecu.2022.009>
- Radwan, W. H., Abdelhafez, A. A. M., Mahgoub, A. E., & Zayed, M. S. (2024). *Streptomyces avermitilis* MICNEMA2022: A new bioactive strain for producing abamectin as an integrated nematode management agent. *BMC Microbiology*, 24(1), 329. <https://doi.org/10.1186/s12866-024-03466-3>
- Rafique, M., Naveed, M., Mumtaz, M. Z., Niaz, A., Alamri, S., et al. (2024). Unlocking the potential of biofilm-forming plant growth-promoting rhizobacteria for growth and yield enhancement in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Scientific Reports*, 14(1), 15546. <https://doi.org/10.1038/s41598-024-66562-4>
- Ramalakshmi, A., Sharmila, R., Iniyakumar, M., & Gomathi, V. (2020). Nematicidal activity of native *Bacillus thuringiensis* against the root knot nematode, *Meloidogyne incognita* (Kofoid and White). *Egyptian Journal of Biological Pest Control*, 30(1), 90. <https://doi.org/10.1186/s41938-020-00293-2>
- Rawat, P., Das, S., Shankhdhar, D., & Shankhdhar, S. C. (2021). Phosphate-Solubilizing Microorganisms: Mechanism and Their Role in Phosphate Solubilization and Uptake. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 21(1), 49-68. <https://doi.org/10.1007/s42729-020-00342-7>
- Rawat, P., Shankhdhar, D., & Shankhdhar, S. C. (2020). Plant Growth-Promoting Rhizobacteria: A Booster for Ameliorating Soil Health and Agriculture Production. En B. Giri & A. Varma (Eds.), *Soil Health* (pp. 47-68). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-030-44364-1_3
- Ristaino, J. B., Anderson, P. K., Bebbert, D. P., Brauman, K. A., Cunniffe, N. J., et al (2021). The persistent threat of emerging plant disease pandemics to global food security. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 118(23). <https://doi.org/10.1073/pnas.2022239118>
- Rodriguez, H., & Fraga, R. (1999). Phosphate solubilizing bacteria and their role in plant growth promotion. *Biotechnology Advances*, 17(4), 319-339. [https://doi.org/10.1016/S0734-9750\(99\)00014-2](https://doi.org/10.1016/S0734-9750(99)00014-2)
- Saffullah, P., Nabi, N., Liaqat, S., Anjum, N. A., Siddiqi, T. O., & Umar, S. (2021). Organic Agriculture: Principles, Current Status, and Significance. En K. R. Hakeem, G. H. Dar, M. A. Mehmood, & R. A. Bhat (Eds.), *Microbiota and Biofertilizers: A Sustainable Continuum for Plant and Soil Health* (pp. 17-37). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-030-48771-3_2
- Sagar, L., Singh, S., Sharma, A., Maitra, S., Attri, M., Sahoo, R. K., Ghasil, B. P., Shankar, T., Gaikwad, D. J., Sairam, M., Sahoo, U., Hossain, A., & Roy, S. (2023). Role of Soil Microbes against Abiotic Stresses Induced Oxidative Stresses in Plants. En P. Mathur, R. Kapoor, & S. Roy (Eds.), *Microbial Symbionts and Plant Health: Trends and Applications for Changing Climate* (pp. 149-177). Springer Nature. https://doi.org/10.1007/978-981-99-0030-5_7
- Saharan, B., & Nehra, V. (2011). Plant growth promoting rhizobacteria: A critical review. *Life Sci Med Res*, 21, 1-30.
- Said, M. (2023). An Overview of Impact of Agrochemicals on Human Health and Natural Environment. *Scientific Research Communications*, 3(2). <https://doi.org/10.52460/src.2023.009>
- Santoyo, G., Valencia-Cantero, E., Orozco-Mosqueda, M. del C., Peña-Cabriales, J. J., & Farías-Rodríguez, R. (2010). Papel de los sideróforos en la actividad antagónica de *Pseudomonas fluorescens* ZUM80 hacia hongos fitopatógenos. *Terra Latinoamericana*, 28(1), 53-60.
- Seenivasagan, R., & Babalola, O. O. (2021). Utilization of Microbial Consortia as Biofertilizers and Biopesticides for the Production of Feasible Agricultural Product. *Biology*, 10(11). <https://doi.org/10.3390/biology1011111>
- Shahwar, D., Mushtaq, Z., Mushtaq, H., Alqarawi, A. A., Park, Y., Alshahrani, T. S., & Faizan, S. (2023). Role of microbial inoculants as bio fertilizers for improving crop productivity: A review. *Helijon*, 9(6). <https://doi.org/10.1016/j.helijon.2023.e16134>
- Sharma, M., Saleh, D., Charron, J.-B., & Jabaji, S. (2020). A Crosstalk Between *Brachypodium* Root Exudates, Organic Acids, and *Bacillus velezensis* B26, a Growth Promoting Bacterium. *Frontiers in Microbiology*, 11. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.575578>
- Sharma, S., Sharma, S., Panneerselvam, S., Kamaraj, A., Selvaraj, G., & Kumar, P. (2024). Microbial Biofertilizers for Soil Health. En R. K. Bhatia & A. Walia (Eds.), *Advancements in Microbial Biotechnology for Soil Health* (pp. 119-147). Springer Nature. https://doi.org/10.1007/978-99-9482-3_7
- Shrivastava, M., Srivastava, P. C., & D'Souza, S. F. (2018). Phosphate-Solubilizing Microbes: Diversity and Phosphates Solubilization Mechanism. En V. S. Meena (Ed.), *Role of Rhizospheric Microbes in Soil: Volume 2: Nutrient Management and Crop Improvement* (pp. 137-165). Springer. https://doi.org/10.1007/978-981-13-0044-8_5
- Siddiqui, Z. A., Iqbal, A., & Mahmood, I. (2001). Effects of *Pseudomonas fluorescens* and fertilizers on the reproduction of *Meloidogyne incognita* and growth of tomato. *Applied Soil Ecology*, 16(2), 179-185. [https://doi.org/10.1016/S0929-1393\(00\)00083-4](https://doi.org/10.1016/S0929-1393(00)00083-4)
- Silva, L. I. da, Pereira, M. C., Carvalho, A. M. X. de, Buttrós, V. H., Pasqual, M., & Dória, J. (2023). Phosphorus-Solubilizing Microorganisms: A Key to Sustainable Agriculture. *Agriculture*, 13(2), Article 2. <https://doi.org/10.3390/agriculture13020462>
- Singh, R. P., & Jha, P. N. (2016). The Multifarious PGPR *Serratia marcescens* CDP-13 Augments Induced Systemic Resistance and Enhanced Salinity Tolerance of Wheat (*Triticum aestivum* L.). *PLOS ONE*, 11(6), e0155026. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0155026>
- Singh, S., Singh, B., & Singh, A. P. (2015). Nematodes: A Threat to Sustainability of Agriculture. *Procedia Environmental Sciences*, 29, 215-216. <https://doi.org/10.1016/j.proenv.2015.07.270>
- Song, C., Wang, W., Gan, Y., Wang, L., Chang, X., Wang, Y., & Yang, W. (2022). Growth promotion ability of phosphate-solubilizing bacteria from the soybean rhizosphere under maize-soybean intercropping systems. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 102(4), 1430-1442. <https://doi.org/10.1002/jsfa.11477>
- Soumare, A., Boubekri, K., Lyamloui, K., Hafidi, M., Ouhdouch, Y., & Kouisni, L. (2020). From Isolation of Phosphate Solubilizing Microbes to Their Formulation and Use as Biofertilizers: Status and Needs. *Frontiers in Bioengineering and Biotechnology*, 7. <https://doi.org/10.3389/fbioe.2019.00425>
- Stucky, T., Hochstrasser, M., Meyer, S., Segesemann, T., Ruthes, A. C., Ahrens, C. H., Pelludat, C., & Dahlin, P. (2023). A Novel Robust Screening Assay Identifies *Pseudomonas* Strains as

- Reliable Antagonists of the Root-Knot Nematode *Meloidogyne incognita*. *Microorganisms*, 11(8), 2011. <https://doi.org/10.3390/microorganisms11082011>
- Suleimanova, A., Bulmakova, D., Sokolnikova, L., Egorova, E., Itkina, D., Kuzminova, O., Gizatullina, A., & Sharipova, M. (2023). Phosphate Solubilization and Plant Growth Promotion by *Pantoea brenneri* Soil Isolates. *Microorganisms*, 11(5), 1136. <https://doi.org/10.3390/microorganisms11051136>
- Sun, X., Zhang, R., Ding, M., Liu, Y., & Li, L. (2021). Biocontrol of the root-knot nematode *Meloidogyne incognita* by a nematicidal bacterium *Pseudomonas simiae* MB751 with cyclic dipeptide. *Pest Management Science*, 77(10), 4365-4374. <https://doi.org/10.1002/ps.6470>
- Sun, Y., Guo, Y., Pei, Y., Chen, Y., Feng, T., & Long, H. (2024). Biocontrol Efficacy of *Bacillus thuringiensis* Strain 00-50-5 Against the Root-Knot Nematode *Meloidogyne enterolobii* in Pepper. *Agriculture*, 14(11), 1920. <https://doi.org/10.3390/agriculture14111920>
- Susič, N., Janežič, S., Rupnik, M., & Stare, B. G. (2020). Whole Genome Sequencing and Comparative Genomics of Two Nematicidal *Bacillus* Strains Reveals a Wide Range of Possible Virulence Factors. *G3: Genes|Genomes|Genetics*, 10(3), 881. <https://doi.org/10.1534/g3.119.400716>
- Timofeeva, A., Galyamova, M., & Sedykh, S. (2022). Prospects for Using Phosphate-Solubilizing Microorganisms as Natural Fertilizers in Agriculture. *Plants*, 11(16), 2119. <https://doi.org/10.3390/plants11162119>
- Timofeeva, A. M., Galyamova, M. R., & Sedykh, S. E. (2022). Bacterial Siderophores: Classification, Biosynthesis, Perspectives of Use in Agriculture. *Plants*, 11(22), 3065. <https://doi.org/10.3390/plants11223065>
- Timofeeva, A. M., Galyamova, M. R., & Sedykh, S. E. (2023). Plant Growth-Promoting Soil Bacteria: Nitrogen Fixation, Phosphate Solubilization, Siderophore Production, and Other Biological Activities. *Plants*, 12(24), 4074. <https://doi.org/10.3390/plants12244074>
- Timper, P., Liu, C., Davis, R. F., & Wu, T. (2016). Influence of crop production practices on *Pasteuria penetrans* and suppression of *Meloidogyne incognita*. *Biological Control*, 99, 64-71. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2016.04.013>
- Udpuary, S., Ullah, H., Himanshu, S. K., Tisarum, R., Praseartkul, P., Cha-um, S., & Datta, A. (2024). Effects of microbial biofertilizer on growth, physio-biochemical traits, fruit yield, and water productivity of okra under drought stress. *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology*, 58, 103125. <https://doi.org/10.1016/j.bcab.2024.103125>
- Uzah, G. A., Ire, F. S., & Ogugbue, C. J. (2024). Isolation and molecular characterization of microorganisms with biofertilizer potential. *Scientia Africana*, 23(1), Article 1. <https://doi.org/10.4314/sa.v23i1.15>
- Vasantha-Srinivasan, P., Park, K. B., Kim, K. Y., Jung, W.-J., & Han, Y. S. (2025). The role of *Bacillus* species in the management of plant-parasitic nematodes. *Frontiers in Microbiology*, Volume 15-2024. <https://www.frontiersin.org/journals/microbiology/articles/10.3389/fmicb.2024.1510036>
- Vera-Morales, M., Castañeda-Ruiz, R. F., Sosa, D., Arias-Vega, C., Quevedo, A., & Ratti, M. F. (2024). Compuestos bioactivos de bacterias y hongos en el control de nematodos fitopatógenos: Mecanismos de acción, interacciones y aplicaciones. *Scientia Agropecuaria*, 15(1), Article 1. <https://doi.org/10.17268/sci.agropecu.2024.011>
- Vera-Morales, M., López Medina, S. E., Naranjo-Morán, J., Quevedo, A., & Ratti, M. F. (2023). Nematophagous Fungi: A Review of Their Phosphorus Solubilization Potential. *Microorganisms*, 11(1), 137. <https://doi.org/10.3390/microorganisms11010137>
- Wang, B., Chen, C., Xiao, Y.-M., Chen, K.-Y., Wang, J., Zhao, S., Liu, N., Li, J.-N., & Zhou, G.-Y. (2024). Trophic relationships between protists and bacteria and fungi drive the biogeography of rhizosphere soil microbial community and impact plant physiological and ecological functions. *Microbiological Research*, 280, 127603. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2024.127603>
- Wang, Y., & Lambers, H. (2020). Root-released organic anions in response to low phosphorus availability: Recent progress, challenges and future perspectives. *Plant and Soil*, 447(1), 135-156. <https://doi.org/10.1007/s11104-019-03972-8>
- Willer, H., Trávníček, J., & Schlatter, B. (2024). *The World of Organic Agriculture. Statistics and Emerging Trends 2024*. FiBL and IFAOM. https://orgprints.org/id/eprint/52272/1/1747-organic-world-2024_light.pdf
- Xiang, N., Lawrence, K. S., Kloepfer, J. W., Donald, P. A., McInroy, J. A., & Lawrence, G. W. (2017). Biological Control of *Meloidogyne incognita* by Spore-forming Plant Growth-promoting Rhizobacteria on Cotton. *Plant Disease*, 101(5), 774-784. <https://doi.org/10.1094/PDIS-09-16-1369-RE>
- Xie, B., Wei, X., Wan, C., Zhao, W., Song, R., Xin, S., & Song, K. (2024). Exploring the Biological Pathways of Siderophores and Their Multidisciplinary Applications: A Comprehensive Review. *Molecules*, 29(10), 2318. <https://doi.org/10.3390/molecules29102318>
- Xing, Y., Wang, X., & Mustafa, A. (2025). Exploring the link between soil health and crop productivity. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 289, 117703. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2025.117703>
- Xiong, J., Zhou, Q., Luo, H., Xia, L., Li, L., Sun, M., & Yu, Z. (2015). Systemic nematicidal activity and biocontrol efficacy of *Bacillus firmus* against the root-knot nematode *Meloidogyne incognita*. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 31(14), 661-667. <https://doi.org/10.1007/s11274-015-1820-7>
- Yadav, A. N., Kumar, R., Kumar, S., Kumar, V., Sugitha, T. C. K., Singh, B., Chauhan, V. S., Dhaliwal, H. S., & Saxena, A. K. (2017). Beneficial microbiomes: Biodiversity and potential biotechnological applications for sustainable agriculture and human health. *Journal of Applied Biology & Biotechnology*, 5(6), 45-45. <https://doi.org/10.7324/JABB.2017.50607>
- Yadav, S. P., Sharma, C., Pathak, P., Kanaujia, A., Saxena, M. J., & Kalra, A. (2025). Management of phyto-parasitic nematodes using bacteria and fungi and their consortia as biocontrol agents. *Environmental Science: Advances*, 4(3), 335-354. <https://doi.org/10.1039/D4VA00216D>
- Ye, S., Yan, R., Li, X., Lin, Y., Yang, Z., Ma, Y., & Ding, Z. (2022). Biocontrol potential of *Pseudomonas rhodesiae* GC-7 against the root-knot nematode *Meloidogyne graminicola* through both antagonistic effects and induced plant resistance. *Frontiers in Microbiology*, 13. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.1025727>
- Zboralski, A., & Filion, M. (2020). Genetic factors involved in rhizosphere colonization by phytobeneficial *Pseudomonas* spp. *Computational and Structural Biotechnology Journal*, 18, 3539-3554. <https://doi.org/10.1016/j.csbj.2020.11.025>
- Zhu, L., Huang, J., Lu, X., & Zhou, C. (2022). Development of plant systemic resistance by beneficial rhizobacteria: Recognition, initiation, elicitation and regulation. *Frontiers in Plant Science*, 13. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.952397>
- Zoubi, B., Hijri, M., Mokrini, F., Housseini, A. I., & Qaddoury, A. (2025). Nematicidal and plant growth-promoting rhizobacteria: A sustainable strategy for controlling *Tylenchulus semipenetrans* and enhancing citrus growth. *International Microbiology: The Official Journal of the Spanish Society for Microbiology*. <https://doi.org/10.1007/s10123-025-00652-9>
- Zuluaga, M. Y. A., de Oliveira, A. L. M., Valentimuzzi, F., Jayme, N. S., Monterisi, S., Fattorini, R., Cesco, S., & Pii, Y. (2023). An insight into the role of the organic acids produced by *Enterobacter* sp. Strain 1S5 in solubilizing tricalcium phosphate: In situ study on cucumber. *BMC Microbiology*, 23(1), 184. <https://doi.org/10.1186/s12866-023-02918-6>