

Sanidad vegetal y protección de cultivos

Artículo de revisión

***Pectobacterium carotovorum*: agente fitopatógeno causante de la pudrición blanda en la papa (*Solanum tuberosum*)**

 Angie Paola Amaya Guerrero¹,  Mayra Eleonora Beltrán Pineda¹,
 Nadia Catalina Alfonso Vargas^{1*}

¹Universidad de Boyacá. Tunja, Colombia.

*Autor de correspondencia: Universidad de Boyacá. Sede Tunja. Carrera 2ª Este No. 64 – 169. Tunja, Colombia.
ncalfonso@uniboyaca.edu.co, nadiacav13@gmail.com

Editor temático: Pedro Uribe Mejía (Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria [AGROSAVIA])

Recibido: 20 de noviembre de 2019

Aprobado: 21 de diciembre de 2020

Publicado: 20 de agosto de 2021

Para citar este artículo: Amaya Guerrero, A. P., Beltrán Pineda, M. E., & Alfonso Vargas, N. C. (2021). *Pectobacterium carotovorum*: agente fitopatógeno causante de la pudrición blanda en la papa (*Solanum tuberosum*). *Ciencia y Tecnología Agropecuaria*, 22(2), e1710. https://doi.org/10.21930/rcta.vol22_num2_art:1710



Resumen

La papa (*Solanum tuberosum*) es un tubérculo de importancia a nivel mundial; es el cuarto cultivo de interés agronómico en términos de producción y área cultivada después del arroz (*Oryza sativa*), el maíz (*Zea mays*) y el trigo (*Triticum aestivum*). *Pectobacterium carotovorum* es un agente fitopatígeno de la papa que causa la podredumbre blanda del tubérculo, y es considerada como la enfermedad poscosecha más importante, pues genera grandes pérdidas económicas a nivel del almacenamiento. El presente documento pretende dar un esbozo de la biología del patógeno, los métodos existentes para la detección de dicho agente, la descripción del *quorum sensing* como mecanismo de la regulación de la expresión génica de sus factores de virulencia, el mecanismo de acción del patógeno, el proceso infectivo y los métodos actuales de control.

Palabras clave: antagonistas, enfermedades poscosecha, organismos patógenos, *quorum sensing*, técnicas de diagnóstico molecular

***Pectobacterium carotovorum*: phytopathogen agent that causes soft rot in potatoes (*Solanum tuberosum*)**

Abstract

Potato (*Solanum tuberosum*) is a tuber of global importance; it is the fourth crop of agronomic interest in terms of production and cultivated area after rice (*Oryza sativa*), corn (*Zea mays*) and wheat (*Triticum aestivum*). *Pectobacterium carotovorum* is the causative agent of potato soft rot, considered the most important post-harvest disease because it generates great economic losses at the storage level. The present document provides outline biology, methods for detection, description of Quorum Sensing as a mechanism for the regulation of gene expression of virulence factors, the infective process and current control methods of *Pectobacterium carotovorum*.

Keywords: antagonists, molecular diagnostic techniques, pathogens, postharvest diseases, quorum sensing

Introducción

La papa *Solanum tuberosum* L. (Solanaceae) es un tubérculo cultivado a nivel mundial con una tasa de producción que alcanza los 325 millones de toneladas, siendo el quinto cultivo alimenticio más importante del mundo después de la caña de azúcar *Saccharum officinarum* L., el arroz *Oryza sativa* L., el maíz *Zea mays* L. y el trigo *Triticum aestivum* L. (Poaceae) en términos de área cultivada y producción total (Corzo & Quiñones, 2017; Douches et al., 1996). La variabilidad de las plantas nativas y su adaptabilidad a diferentes condiciones permitió que las papas se cultivaran en climas diversos, lo que generó que el cultivo se distribuyera en todos los continentes (Flores-Magdaleno et al., 2014; Ojeda-Bustamante et al., 2004).

Diferentes enfermedades bacterianas han sido reportadas por atacar este cultivo, contribuyendo sustancialmente a que se generen pérdidas económicas para los productores (Potrykus et al., 2014). Entre las enfermedades que se destacan se encuentra la pudrición marrón causada por *Ralstonia solanacearum* (Smith), la necrosis bacteriana causada por *Clavibacter michiganensis* subsp. *sepedonicus* (Spieckermann & Kotthoff), la costra de la patata causada por *Streptomyces scabies* (Lambert & Loria) y la pudrición blanda, cuyo agente causal es *Pectobacterium carotovorum* (Jones) (Al-Zomor et al., 2013).

P. carotovorum es uno de los patógenos más importantes de la papa, porque genera grandes pérdidas económicas que han sido estimadas entre 50 y 100 millones de dólares anuales a nivel mundial (Al-Zomor et al., 2013; Franco & Stefanova, 2008). Esta enfermedad es reconocida como la más severa que ataca al tubérculo a nivel poscosecha específicamente durante el almacenamiento (Toth et al., 2003).

Los tubérculos-semillas son la principal fuente de distribución del inóculo y, dado que no existe un mecanismo químico de control efectivo contra el patógeno, los métodos de prevención de la enfermedad se limitan a medidas sanitarias y al uso de semillas certificadas libres del patógeno (Diallo et al., 2009). Para certificar dichas semillas libres del patógeno, se requieren técnicas de detección, en donde los métodos moleculares, como la reacción en cadena de la polimerasa (PCR), y los inmunológicos son los preferidos por ser los más rápidos y precisos (Abu-Obeid et al., 2018; Perombelon, 2002).

El objetivo de esta revisión fue explorar la biología del patógeno y los métodos existentes para la detección de dicho agente, así como realizar la descripción del *quorum sensing* como mecanismo de la regulación de la expresión génica de sus factores de virulencia, los mecanismos de acción del patógeno, el proceso infectivo y los métodos actuales de control.

Materiales y métodos

Se realizó una revisión bibliográfica retrospectiva en bases de datos en sistemas como National Center for Biotechnology Information (NCBI), Scielo y ScienceDirect, con la utilización de descriptores validados como “papa”, “*Pectobacterium carotovorum*”, “*quorum sensing*”, “control biológico” y “antagonistas”. En la revisión se identificaron las características morfológicas y aspectos taxonómicos de esta especie. Además, la recopilación de información se centró en los estudios realizados que describen el proceso

infectivo, mecanismo de acci3n, t6cnicas de diagn3stico y mecanismos de control, como un lineamiento base y de fortalecimiento para las futuras investigaciones.

Características morfol3gicas y aspectos taxon3micos de *Pectobacterium carotovorum*

P. carotovorum (Bacteria: Enterobacterales: Pectobacteriaceae) es una bacteria pectinolítica gramnegativa, en forma de bacilo, que mide de 0,7 a 1,0 μm de ancho y de 1 a 2,5 μm de largo; no esporulada, motil y con flagelos peritricos; sus colonias muestran elevaci3n convexa y son de color blanco cremoso; las c6lulas pueden aparecer de manera individual o en parejas (Czajkowski et al., 2011).

Dado que es una bacteria gramnegativa, su pared celular cuenta con una capa externa de lipopolisacárido (LPS) que contiene, dentro del polisacárido O, azúcares como la ramnosa, fucosa, glucosa y metilramnosa; no obstante, se ha encontrado que la composici3n quí mica de este polisacárido O puede variar y ser especí fica para cada serogrupo (Senchenkova et al., 2003) y, por esa raz3n, la capa LPS es un determinante utilizado en la serotipificaci3n de *P. carotovorum* (De Boer et al., 1986; Evans et al., 2010).

Por otro lado, se conoce que algunas estructuras celulares están involucradas en etapas tempranas de la infecci3n y que contribuyen a su virulencia. Estas incluyen el pili, el flagelo, las capas de exopolisacáridos y las porinas, que son proteínas de canal que permiten la difusi3n pasiva de moléculas a trav6s de la membrana (Berne et al., 2015; Hamel et al., 2001). Tambi6n ha sido reconocido recientemente que una mutaci3n en el gen requerido para la sntesis de LPS puede afectar igualmente la virulencia de esa bacteria (Fukuoka et al., 2001).

P. carotovorum subsp. *carotovorum* se conocía previamente como *Erwinia carotovora* subsp. *carotovora*, bacteria que pertenece a las γ -proteobacterias y a la familia Enterobacteriaceae (Czajkowski et al., 2011; Potrykus et al., 2014). En la tabla 1 se puede observar la clasificaci3n taxon3mica completa de dicha bacteria fitopat6gena.

Tabla 1. Clasificaci3n taxon3mica de *Pectobacterium carotovorum*

Dominio	Bacteria
Filo	Proteobacteria
Clase	Gammaproteobacteria
Orden	Enterobacterales
Familia	Pectobacteriaceae
G6nero	<i>Pectobacterium</i>
Especie	<i>Pectobacterium carotovorum</i>

Fuente: Adaptada de Hauben & Swings (2015)

Actualmente, el g6nero *Pectobacterium* se divide en seis especies y subespecies, a saber: *P. carotovorum* subsp. *atrosepticum* (van Hall), *P. betavasculorum* (Gardan, Gouy, Christen, & Samson), *P. carotovorum* subsp. *brasiliensis* (Duarte, De Boer, Ward, & De Oliveira), *P. carotovorum* subsp. *carotovorum* (Jones), *P. carotovorum*

subsp. *odoriferum* (Gallois, Samsung, Ageron, & Grimont) y *P. wasabiae* (Gardan, Gouy, Christen, & Samson) (Czerwicka et al., 2011; Duarte et al., 2004; Lee et al., 2017).

Las especies caracterizadas como fitopatógenas incluyen *P. carotovorum* subsp. *atrosepticum* (van Hall), *P. carotovorum* subsp. *carotovorum* (Jones) y *P. chrysanthemi* (Burkholder). Estas afectan los órganos de almacenamiento y las hojas de especies vegetales como la papa *S. tuberosum* (Aysan et al., 2003). Aunque las bacterias de esos tres taxones pueden causar pudrición blanda en plantas, su rango de hospedero y su temperatura óptima de crecimiento es distinta: *P. carotovorum* subsp. *atroseptica* infecta principalmente plantas de papa y tubérculos a una temperatura óptima de 20 °C, mientras que *P. carotovorum* subsp. *carotovora* y *P. chrysanthemi* tienen un amplio rango de hospedero y causan la enfermedad a temperaturas más elevadas en el rango de los 20 °C y los 35 °C (Diallo et al., 2009). *P. carotovorum* subsp. *brasiliensis* es una especie altamente virulenta, responsable de la mayoría de las incidencias de la enfermedad del pie negro en Brasil y Sudáfrica (Duarte et al., 2004; Van der Merwe et al., 2010).

Métodos para la identificación de *Pectobacterium carotovorum*

Los métodos de identificación de *P. carotovorum* se dividen en dos grupos: los métodos clásicos y los moleculares (Dadaşoğlu & Kotan, 2017). Los primeros se basan en la caracterización de rasgos fenotípicos a nivel morfológico, bioquímico, fisiológico y patológico (Dadaşoğlu & Kotan, 2017). Estos se llevan a cabo en paralelo con otros métodos para identificar y caracterizar el grupo como las reacciones serológicas (Costa et al., 2006). En relación con los métodos moleculares, se han usado técnicas basadas en el ADN de los microorganismos con las que, empleando múltiples marcadores genéticos, es posible la identificación de *P. carotovorum* (Dadaşoğlu & Kotan, 2017; Zanolli & Spoto, 2013; Zhang & Tanner, 2017).

Métodos clásicos

Para el aislamiento tradicional de la bacteria, se utiliza el medio de cultivo selectivo Cristal Violeta Pectato (CVP), en donde se puede evidenciar la habilidad de degradar pectato por parte del aislamiento, generando el crecimiento de colonias incoloras que son características de *P. carotovorum* (Al-Zomor et al., 2013; Scala et al., 2018). Se conoce que el aislamiento del agente causal de la pudrición blanda utilizando dicho medio de cultivo puede ser seriamente afectado por la presencia de gran cantidad de bacterias saprofitas en una misma muestra (Fraijee et al., 1997; Jones & Darrah, 1994).

Adicionalmente, se puede hacer el aislamiento en el medio de Steward modificado, o en el Caldo de Soja con Tripticasa (TSBA), Agar Nutritivo (NA) y Agar de Carbonato de Dextrosa de Levadura (YDC) (Dadaşoğlu & Kotan, 2017). La incubación a diferentes temperaturas permite la detección y diferenciación de las especies; sin embargo, este procedimiento no es adecuado para los análisis de rutina de tubérculos de papa, y se ha observado que no todas las cepas de *Pectobacterium* pueden ser distinguidas por este método (Gorris et al., 1994).

Diversas pruebas bioquímicas y el perfil de ácidos grasos han sido utilizados para diferenciar las tres subespecies de *Pectobacterium*, pero su uso ha sido restringido por la necesidad de contar con cultivos puros (Perombelon, 2002). En la tabla 2 se pueden observar los resultados esperados de las pruebas bioquímicas

para la detección de la bacteria *P. carotovorum* (Al-Zomor et al., 2013; Bhat et al., 2012; Costa et al., 2006; Perombelon, 2002).

Tabla 2. Resultados de las pruebas bioquímicas utilizadas para la detección de *P. carotovorum*

Prueba bioquímica	Resultado esperado
Oxidasa	-
Catalasa	+
Reducción de nitrato	+
Crecimiento a 37°C	-
Tolerancia al cloruro de sodio (5%)	+
Hidrolisis de almidón	-
Sustancias reductoras de sacarosa	+
Producción de H ₂ S	+
Producción de indol	-
Producción de ureasa	-
Producción de ácido a partir de α -metil-d-glucósido	+
Hidrólisis de gelatina	+
Pudrición blanda de papa	+

Fuente: Elaboración propia con base en Al-Zomor et al. (2013), Bhat et al. (2012) y Costa et al. (2006)

Las cepas que muestran las características del género *Pectobacterium* pueden ser identificadas a nivel de especie o al nivel de subespecie, con base en pruebas adicionales como las que se listan en la tabla 3.

Tabla 3. Pruebas bioquímicas complementarias para la identificación de *Pectobacterium carotovorum*

Formación de cavidades en CVP (24h. 28 °C)
Sensibilidad a la eritromicina
Producción de fosfatasa
Producción de ácido trehalosa
Producción ácida de maltosa
Producción ácida de sorbitol
Utilización de malonato
Producción ácida a partir de lactosa

Fuente: Adaptada de Czajkowski et al. (2015)

Los métodos inmunológicos han mostrado resultados inespecíficos para detectar bajas concentraciones bacterianas; asimismo, pueden reaccionar con otras subespecies o con microflora epífita de los tubérculos generando falsos positivos. Además, dichos métodos consumen tiempo y son relativamente costosos (Al-Zomor et al., 2013; Fraijee et al., 1997; Gorris et al., 1994).

Métodos moleculares

Un método diagnóstico rápido para la detección e identificación de *P. carotovorum* es la reacción en cadena de la polimerasa (PCR), técnica caracterizada por ser rápida, específica y altamente sensible (Abu-Obeid et al., 2018; De Boer & Ward, 1995; Fraijee et al., 1997; Perombelon et al., 1995). Para esta metodología y sus variantes, tales como PCR anidada, PCR múltiple y PCR en tiempo real, se han seleccionado algunos marcadores moleculares para identificación y caracterización de *Pectobacterium* sp. como los ITS 16S-23rRN y 16S rDNA (Abu-Obeid et al., 2018; Diallo et al., 2009; Nikitin et al., 2018; Potrykus et al., 2014). En la tabla 4 se pueden observar algunos *primers* empleados para la amplificación del gen 16 r DNA de *P. carotovorum*.

Tabla 4. *Primers* utilizados para la detección de *P. carotovorum*

Primers Forward/Reverse	Especie que detecta	Referencia
ECA1 (CGGCATCATAAAACACG) / ECA2r (GCACACTTCATCCAGCGA)	<i>P. carotovorum</i>	De Boer y Ward (1995).
Df (AGAGTCAAAGCGTCTTG)/ Dr (TTTCACCCACCGTCAGTC)	<i>Pectobacterium</i> sp., <i>Dickeya</i> sp.	Frechon et al. (1998), Kang et al. (2003), Laurila et al. (2010).
Y45 (TCACCGACGCCGAAGTGTGGCGT)/ Y46 (TCGCCAAGTTCAGCAGAACAAAGT)	<i>P. atrosepticum</i>	Frechon et al. (1998).
ExpccF(GAACTTCGCACCGCCGACCTTCTA)/ ExpccR (GCCGTAATTGCCTACCTGCTTAAG)	<i>P. carotovorum</i> subsp. <i>carotovorum</i>	Kang et al. (2003).
Mse (FGACGATGAGTCCTGAG)/ MseR (TACTCAGGACTCAT)	<i>P. carotovorum</i> subsp. <i>carotovorum</i>	Doolotkeldieva et al. (2016).

Fuente: Elaboración propia

Adicionalmente, se han desarrollado técnicas alternativas que emplean metodologías y equipos que permiten la identificación de *P. carotovorum*, entre las que se encuentra la amplificación isotérmica basada en la microfluídica, una técnica que estudia el comportamiento de los fluidos a través de microcanales y se caracteriza por usar una temperatura estable, reducir el volumen de la muestra, el tiempo de análisis y los costos del procedimiento (Zanoli & Spoto, 2013; Zhang & Tanner, 2017). Estas metodologías pueden emplear helicasas y polimerasas para la amplificación de ácidos nucleicos (Vincent et al., 2004). Finalmente, la técnica de MALDI-TOF ha sido implementada exitosamente para la identificación rutinaria de microorganismos en los laboratorios de microbiología, debido a que es un método rápido, preciso y de alto rendimiento (Maldonado et al., 2018), siendo principalmente empleado para la identificación específica de especies de *Dickeya dianthicola* (Hellmers), *D. dadantii* (Samson), *D. dieffenbachiae* (Samson), *D. chrysanthemi* (Burkholder), *D. zeae* (Samson), *D. paradisiaca* (Fernandez-Borrero & Lopez-Duque), *D. solani* (Van der Wolf), *P. carotovorum* y *P. atrosepticum* (Šalplachta et al., 2015). En la tabla 5 se muestra una comparación de los métodos moleculares empleados para identificar *Pectobacterium* sp. y *P. carotovorum* subsp. *carotovorum*.

Tabla 5. Comparación de algunos métodos moleculares utilizados en la identificación de *Pectobacterium* sp. y *P. carotovorum* subsp. *Carotovorum*

Métodos moleculares	Ventajas	Desventajas
PCR y Real time PCR	Método sensible y específico de detección (Abu-Obeid et al., 2018; Nikitin et al., 2018; Toth et al., 2001). Detección simultánea de múltiples cepas como <i>D. chrysanthemi</i> y <i>P. atrosepticum</i> (Diallo et al., 2009; Potrykus et al., 2014).	Técnicas con costos elevados para ser aplicadas a nivel de campo.
MALDI-TOF MS	Identificación específica de especies de <i>P. carotovorum</i> y <i>P. atrosepticum</i> (Šalplachta et al., 2015).	Requiere el uso de equipos sofisticados (Šalplachta et al., 2015).
Amplificación isotérmica mediada por un bucle - (LAMP)	Puede ser usada como una prueba rápida de diferenciación de <i>P. carotovorum</i> subsp. <i>carotovorum</i> con otros patógenos pectinolíticos (Yasuhara-Bell et al., 2016). Variaciones de esta técnica permiten detectar otras especies fitopatógenas de <i>Pectobacterium</i> sp. (Gosch et al., 2012).	Uso de equipos de monitoreo de fluorescencia en tiempo real específicos para la detección de <i>P. carotovorum</i> costosos (Ansari & Ahmad, 2018; Yasuhara-Bell et al., 2016). Uso de temperaturas elevadas (65 °C) (Ansari & Ahmad, 2018). Diseño de <i>primers</i> complejo (Ansari & Ahmad, 2018).
Amplificación de la Recombinasa Polimerasa (RPA) combinado con un dispositivo de flujo lateral.	La muestra de ADN no necesita pretratamiento y, para su ejecución, requiere una baja temperatura (Piepenburg et al., 2006). Detección y discriminación de <i>Pectobacterium</i> sp. de géneros relacionados. No requiere el uso de equipos sofisticados (Ansari & Ahmad, 2018).	No detecta específicamente especies o subespecies de <i>Pectobacterium</i> sp. (Ansari & Ahmad, 2018).

Fuente: Elaboración propia

Biosensores para la detección de *Pectobacterium carotovorum*

Las técnicas convencionales empleadas para detectar patógenos en plantas demandan mucho tiempo y requieren instrumentos complejos para su implementación; en consecuencia, existe un gran interés por comercializar sistemas de biosensores que muestran alta sensibilidad y especificidad para la detección temprana de agentes fitopatógenos (Kather et al., 2017).

La detección temprana de patógenos vegetales es esencial para poder contrarrestar y manejar adecuadamente enfermedades a nivel de invernadero y de campo, así como minimizar el riesgo de diseminación de estas (Miller et al., 2009). Los biosensores son una herramienta innovadora para la identificación de fitopatógenos, debido a que pueden detectarlos a nivel del aire, agua, semillas y en otras etapas durante el ciclo productivo del cultivo (Fang & Ramasamy, 2015).

Los biosensores son dispositivos analíticos que combinan el reconocimiento biológico de un ligando con una señal física o química que es transformada en una señal digital, que luego se interpreta en sistemas computarizados (Byrne et al., 2009). Con estos dispositivos se puede analizar diversos tipos de muestras, incluidas muestras biológicas, y son capaces de detectar la presencia de hasta una sola célula de interés según el elemento de biorreconocimiento seleccionado (Hellinga et al., 2013).

Su fundamento se basa en el reconocimiento de células completas o macromoléculas tales como anticuerpos, enzimas, fragmentos de ADN, entre otros (Hellinga et al., 2013; Khater et al., 2017). Los sensores se clasifican de acuerdo con el tipo de señal que emiten, que puede ser de tipo eléctrico, químico, electroquímico, óptico, magnético y vibratorio (Fang & Ramasamy, 2015).

Los biosensores basados en anticuerpos permiten un análisis cualitativo y cuantitativo de los patógenos; sin embargo, el desarrollo de anticuerpos frente a agentes fitopatógenos no es usual. Por otro lado, los biosensores basados en ADN presentan mejor sensibilidad gracias al uso de técnicas de amplificación de ácidos nucleicos, que permiten detectar el contenido genético de los patógenos antes de la aparición de los síntomas de la enfermedad a nivel de los cultivos (Khater et al., 2017).

Después de realizar la revisión bibliográfica correspondiente, se encuentra que para *P. carotovorum* no se han desarrollado biosensores. Solo se tiene una referencia hacia el 2015 en donde se desarrolló un dispositivo portátil que incluye tres sensores cerámicos para la detección temprana de la pudrición blanda causada por *P. carotovorum* en tubérculos almacenados. Los sensores funcionan al generar cambios en la resistencia eléctrica frente a compuestos orgánicos volátiles (VOC), involucrados en el desarrollo de la enfermedad, y puede detectar un tubérculo infectado en 100 kg de estos (De Lacy Costello et al., 2000).

Quorum sensing en *Pectobacterium carotovorum*

El *quorum sensing* (QS) es un sistema de comunicación celular dependiente de la densidad de los microorganismos presentes en el medio, que activa o inhibe la expresión génica de acuerdo con la secreción y acumulación de moléculas de señalización química, denominadas *N-acil homoserina lactonas* (AHL) (Czajkowski et al., 2011; Henke & Bassler, 2004; Matsumoto et al., 2003; Pöllumaa et al., 2012; Whitehead et al., 2002).

Las AHL fueron descritas inicialmente en *Vibrio fischeri* (Beijerinck), estimulando la producción de bioluminiscencia. Además, en *Pseudomonas aeruginosa* (Schroeter) se ha descrito que regulan la interacción entre especies, así como el medio que la rodea (Abisado et al., 2018; Gurney et al., 2018; McCready et al., 2019; Visick & McFall-Ngai, 2000). Adicionalmente, en *Escherichia coli* (Escherich) y en *Vibrio cholerae*

(Pacini) regulan la formación de biofilms, importante en la patogénesis de la enfermedad (Culler et al., 2018; Jemielita et al., 2018; Ng et al., 2019).

En *P. carotovorum* el QS modula diversos procesos biológicos, como el control de la virulencia, al regular la producción de enzimas degradadoras de pared celular de las plantas, así como la producción de antibióticos, entre los que se encuentra el carbapenem (Burr et al., 2006; Byers et al., 2002; Corbett et al., 2005; Pemberton et al., 2005).

Las cepas de *P. carotovorum* se clasifican en clase I y II, de acuerdo con las características de las AHL, debido a que las primeras sintetizan 3-oxo-C8-AHL y las segundas 3-oxo-C6-AHL (Watson et al., 2002). En las dos clases, la producción de las AHL es función del gen LuxI (ExpT) y el reconocimiento de los autoinductores es realizado por el regulador transcripcional, sensible a la densidad celular, denominado LuxR (ExpR/VirR) (Burr et al., 2006; Pöllumaa et al., 2012).

Para llevar a cabo el proceso infectivo en *P. carotovorum*, la bacteria requiere una densidad celular aproximada de 10^7 a 10^8 células/g de tejido a nivel del tubérculo (Pöllumaa et al., 2012). Adicionalmente, durante el proceso de infección al hospedero son activados diversos genes reguladores, entre los que se encuentra el *brpN*, que activa el gen que codifica para la proteína inductora de necrosis *Nip* (Burr et al., 2006; Mattinen et al., 2004; Smadja et al., 2004), así como genes que codifican proteínas y enzimas que permiten la lisis de pared y entrada de la bacteria a la célula vegetal, como el gen *PrtA*, B y C, la flagelina (*FlhC*) y la proteína de virulencia (*AvrL*) (Kazemi-Pour et al., 2004; Laatu & Condemine, 2003).

La función de resistencia intrínseca a antibióticos es regulada en *P. carotovorum* por un gen homólogo de LuxR, denominado CarR, que censa la población bacteriana que sintetiza el antibiótico; por otra parte, la producción de metabolitos secundarios es regulada por RmsA, incrementando la producción de enzimas degradadoras de pared celular de la planta (Burr et al., 2006). Adicionalmente, se ha propuesto la hipótesis de la existencia de procesos de cooperación interespecies mediados por QS, que se relacionan con la producción de compuestos que degradan los tejidos de la planta hospedera (Valente et al., 2017).

Proceso infectivo y mecanismo de acción de *P. carotovorum*

El patógeno inicialmente interactúa con el huésped mediante la secreción de una serie de proteínas efectoras, utilizando el sistema de secreción tipo III (TTSS). Estos efectores y otras proteínas externas no se comportan como virulentos; es decir, se camuflan para estimular en la planta la respuesta de hipersensibilidad (HR) (Khosro et al., 2012).

Una vez que se da la interacción, se despliega el sistema de regulación génica QS y se liberan los factores de virulencia de la bacteria, que incluyen enzimas extracelulares como las pectinasas, que tienen la capacidad de disolver la lámina media que actúa como agente cementante entre paredes celulares de células adyacentes y juegan un rol fundamental en el desarrollo de la pudrición blanda. En este tipo de infecciones, la acción patogénica está provocada por la difusión de enzimas con el avance de bacterias, que pueden prosperar como saprofitos sobre la laminilla media hidrolizada (Bhat et al., 2012;

Doolotkeldieva et al., 2016). En la tabla 6 se listan algunas enzimas involucradas en el desarrollo de la enfermedad, aunque también son relevantes otras enzimas como las fosfoglucomutasas (PGM) y las PG o glucosidasas (Matsumoto et al., 2003).

Tabla 6. Enzimas involucradas en la degradación de la pared celular, maceración de tejido y disminución de los mecanismos de defensa de la planta en la enfermedad de la pudrición blanda

Enzimas	Nomenclatura
Celulasas	Cel, EC 3.2.1.4
Proteasas	Prt, EC 3.4.24
Enzimas pectinolíticas	Pectinmetilesterasa (Pme, EC 3.1.1.11) Pectinlasi
	(Pnl, EC 4.2.2.10)
	Pectatoliasas (Pel, EC 4.2.2.2)
	Pectatohidrolasas (Peh, EC 3.2.1.15)
Enzimas pécticas	Pectinesterasas (PE)
	Pectinmetilesterasas (PME)
	Poligalacturonasas (PG)

Fuente: adaptada de Matsumoto et al. (2003)

El desarrollo de la enfermedad inicia a partir de áreas infectadas previas como restos de cosecha o tubérculos infectados. La bacteria puede sobrevivir en el suelo de dos semanas a seis meses, dependiendo de condiciones ambientales como la humedad, el pH y la temperatura; este último factor puede determinar qué tipo de organismo predomina en una lesión (figura 1). La bacteria se encuentra en estado latente y, bajo condiciones ambientales apropiadas, inicia su multiplicación hasta que alcanza una densidad celular crítica, entre 10^7 y 10^8 células/g de tejido que es el umbral para que se active el sistema de regulación de la expresión génica QS (Smadja et al., 2004). En una segunda fase cuando la bacteria despliega los factores de virulencia se produce la degradación o maceración del tubérculo que adquirirá una consistencia cremosa tornándose de color negro en presencia de aire (Czajkowski et al., 2011; Perombelon, 2002; Scott et al., 1996).

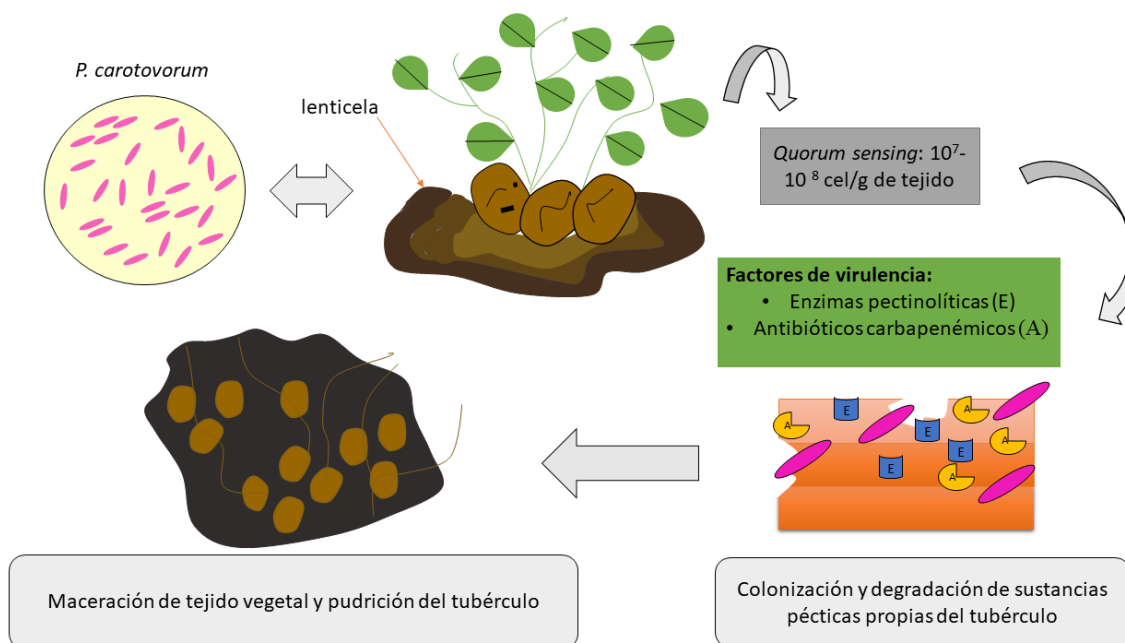


Figura 1. Desarrollo de la enfermedad de la pudrición blanda del tubérculo de papa.

Fuente: adaptada de Franco y Stefanova (2008), Khosro et al. (2012), Phokum et al. (2006), y Smith y Bartz (1990)

La bacteria también puede afectar tallos y peciolas. Cabe aclarar que *P. carotovora* subsp. *carotovora* es la subespecie más comúnmente encontrada en la superficie de las plantas (Doolotkeldieva et al., 2016; Fucikovsky & Villarreal, 1991; Perombelon, 2002).

La infección a nivel del tallo puede ocurrir en cualquier momento después de la multiplicación del patógeno en el tubérculo madre podrido, a través del sistema vascular. Una vez en el tallo, la bacteria puede permanecer en dormancia o causar una infección y, si las condiciones son favorables, se produce el pie negro; una vez que el tubérculo madre se pudre, las bacterias son liberadas en el suelo y llevadas por el agua hasta los tubérculos hijos o tubérculos de una planta cercana aparentemente sana, propagando la enfermedad (Acuña & Araya, 2017).

P. carotovorum subsp. *carotovorum* produce una o más sustancias antibacterianas llamadas bacteriocinas, que mejoran su competitividad con otras especies rivales relacionadas a la hora de propagarse en el tejido vegetal. La capacidad de esta especie bacteriana para producir bacteriocina ha sido explotada en muchos programas de control biológico para la enfermedad de podredumbre blanda (Khosro et al., 2012).

Mecanismos de control convencionales frente a *P. carotovorum*

Las estrategias de control químico se basan en la erradicación del patógeno o en la creación de un ambiente desfavorable para el desarrollo de la enfermedad. La utilización de compuestos químicos genera problemas de contaminación ambiental y efectos secundarios para los seres humanos expuestos a estas sustancias, tales como intoxicaciones y enfermedades a nivel cutáneo y respiratorio (Czajkowski et al., 2011; Del Puerto et al., 2014; Doolotkeldieva et al., 2016; Miles et al., 2012; Montesinos, 2003).

La mayoría de los compuestos químicos utilizados contiene antibióticos, sales orgánicas e inorgánicas que inhiben el crecimiento del patógeno *in vitro*. Este efecto se atribuye a la presencia de cationes que pueden inhibir la función de ciertas proteínas de membrana o por la modulación del pH del ambiente (Czajkowski et al., 2011; Mills et al., 2006). Dentro de los antibióticos que más se utilizan se encuentra la estreptomycin, que ha sido considerada promisorio para el control de *P. carotovorum* en la papa; el procedimiento consiste en hacer una inmersión de los tubérculos en una mezcla que contiene estreptomycin, hipoclorito de oxitetraciclina y mercurio. Esto se debe realizar antes de la siembra y lo que se logra es la reducción de la incidencia de la enfermedad (Czajkowski et al., 2011; Mills et al., 2006).

El uso de pesticidas en Colombia es un problema ambiental importante, dadas las prácticas agrícolas caracterizadas por un uso excesivo y deliberado de estos que, si bien traen ventajas a los productores, también pueden generar efectos deletéreos a nivel ambiental y ecosistémico, ya que simultáneamente a la eliminación de agentes patógenos se pueden afectar microorganismos benéficos para los cultivos que podrían actuar como biofertilizantes o biopesticidas. Para el 2005, el uso total de agroquímicos en Colombia alcanzó 68.000 toneladas, y para el 2010 se calculó una aplicación de 27 millones de toneladas de productos sintéticos a diversos cultivos de interés agronómico en el país (Miles et al., 2012). De acuerdo con el Instituto Colombiano Agropecuario (ICA, 2020), en el 2015 el país logró una producción de 50,9 millones de litros y 24,5 millones de kilos de plaguicidas; para el 2016, la producción de agroquímicos fue de 1.400 millones. Con respecto al 2015, hubo un incremento del 6,9% y, de acuerdo con las estadísticas de ventas, los productos más utilizados son insecticidas y fungicidas químicos. Con base en estas cifras, Colombia es el país de la región con el mayor consumo de fertilizantes por hectárea (Procolombia, 2020; Vega, 2018). En la tabla 7 se describen algunos ingredientes activos que han sido cancelados para su comercialización en Colombia por el ICA (2020). Este tipo de control químico no ha sido efectivo contra este agente fitopatígeno, por lo que se hace necesario buscar nuevas alternativas como el empleo de microorganismos antagonistas naturales (Doolotkeldieva et al., 2016).

Tabla 7. Ingredientes activos que han sido cancelados para su comercialización en Colombia

Ingredientes activos no comercializables	
Ingrediente activo	Nombre comercial
Fentin hidróxido	Duter 20%
Folpet	Folpan
Mancozeb	Mangricen 80 WP
Propiconazol	Propizole 250 CE
Hidróxido de cobre	Hidroxicub 101 WP
Carboxin	Vitavax
Benomil	Benomil 50 WP Agricense

Fuente: Adaptada de ICA (2020)

Control biológico y posibles agentes antagónicos microbianos frente a *P. carotovorum*

El control biológico es un método efectivo e innovador para el control de patologías vegetales, que consiste en la utilización de microorganismos vivos o productos abióticos que proveen protección frente a la enfermedad a través de diversos mecanismos, como la producción de antibióticos u otras moléculas deletéreas para el patógeno, a través de fenómenos de competencia por nutrientes o espacio, al inducir la resistencia sistémica en plantas (Doolotkeldieva et al., 2016).

Los microorganismos evaluados para el control biológico en contra de *P. carotovorum* incluyen rizobacterias promotoras de crecimiento vegetal, *Pseudomonas fluorescences* (Migula), bacterias endófitas y *Bacillus subtilis* (Ehrenberg). Esta última bacteria ha sido la antagonista más efectiva en función de reducir la pudrición blanda en tubérculos de papa, debido a su notable capacidad para sobrevivir en condiciones adversas gracias al desarrollo de endosporas y la producción de compuestos antimicrobianos como lipopéptidos, antibióticos y bacteriocinas que son beneficiosos para las plantas, a través de la inducción de la activación de respuestas de defensa del huésped (Abd El-Khair & Haggag, 2007; Gerayeli & Baghaee, 2018). En la tabla 8 se listan algunos microorganismos antagonistas reportados frente a *P. carotovorum*.

Tabla 8. Microorganismos antagonistas reportados frente a *Pectobacterium* sp.

Microorganismo	Origen	Referencia
<i>Pseudomonas</i> sp.	Suelo	Kastelein et al. (1999)
<i>Pseudomonas fluorescens</i> cepa F113	Suelo	Cronin et al. (1997)
<i>Lactobacillus plantarum</i> , <i>L. acidophilus</i> , <i>L. buchneri</i> , <i>Leuconostoc</i> spp. y <i>Weissella cibaria</i>	Frutas y vegetales frescos	Trias et al. (2008)
<i>Bacillus subtilis</i> BS 107	ND	Sharga y Lyon (1998)
<i>Bacillus licheniformis</i> P40	ND	Cladera-Olivera et al. (2006)
<i>Delftia</i> sp., <i>Ochrobactrum</i> sp., <i>Rhodococcus</i> sp.	ND	Jafra et al. (2006)
<i>Streptomyces diastatochromogenes</i> sk-6	Rizosfera de plantas silvestres	Doolotkeldieva et al. (2016)
<i>Aureobasidium pullulans</i>	Frutas (manzana)	Faquihi et al. (2015)
<i>Pantoea agglomerans</i>	Abono	Faquihi et al. (2015)
<i>Pantoea agglomerans</i>	Olivo	Faquihi et al. (2015)
<i>Aspergillus</i> sp.		Diallo et al. (2011)
<i>Trichoderma</i> sp.		Diallo et al. (2011)
<i>Streptomyces</i> sp.	Suelo rizosferico	Caro-Castro et al. (2019)
<i>Streptomyces</i> sp.	Compost	P6rez-Rojas et al. (2015)

Fuente: Elaboraci6n propia

Tambi6n se encuentran los end6fitos, que colonizan discretamente los tejidos de las plantas sanas durante todo su ciclo de vida, y cuya funci6n es proteger la planta contra diversos pat6genos (Siegel, 1987). Esta protecci6n se ha atribuido a su capacidad para producir metabolitos secundarios con actividad biocida (Strobel et al., 2004).

Las estrategias de control biol6gico tambi6n comprenden el uso de antagonistas que pueden afectar las poblaciones de pat6genos directamente por v6a antibiosis, competici6n por nutrientes o por la inducci6n de resistencia sist6mica en plantas (Czajkowski et al., 2011). Debido a la producci6n de per6xido de hidr6geno, la actividad de las bacterias acidol6cticas contra *P. carotovorum* subsp. *carotovorum* (Pcc) ha sido reportado como una alternativa satisfactoria; tambi6n se ha demostrado que la detecci6n de las bacterias de la rizosfera es un m6todo de control exitoso gracias a su capacidad para degradar las mol6culas de Pcc N-acil homoserina lactona implicadas en el QS (Gerayeli & Baghaee, 2018).

Discusi6n

La papa (*Solanum tuberosum*) es un tubérculo que presenta una alta tasa de variabilidad y adaptabilidad para su producción en todos los continentes (Rodríguez, 2010). También es considerado un alimento versátil que representa un suministro alimentario nutricionalmente apropiado por su contenido de micronutrientes y vitaminas, contribuyendo a garantizar la seguridad alimentaria de los pueblos (Borba, 2008; Devaux et al., 2011). Entre los principales productores de papa se encuentran los países en vía de desarrollo, que han implementado nuevas estrategias de comercialización de este producto, asociadas a las modificaciones de consumo como la de tubérculos frescos o de productos elaborados como congelados, harinas y almidón, que también han contribuido en su comercialización (Borba, 2008).

Debido al aumento de la tasa poblacional a nivel mundial, es una necesidad apremiante mantener y garantizar la seguridad alimentaria. Una de las posibles causas que pone en peligro tal seguridad es la presencia de agentes fitopatógenos que atacan cultivos de interés agronómico en cualquiera de sus estadios. Por esta razón, se están implementando medidas desde las prácticas de agricultura tradicional, como el empleo de pesticidas para el manejo de enfermedades vegetales que, por una parte, generan costos adicionales para los productores y, por otra, repercuten negativamente en la calidad ambiental de los agroecosistemas, dada la contaminación a nivel de suelos y aguas que se produce por el uso indiscriminado de esos insumos.

Asimismo, el uso de antibióticos como agentes de control de las bacterias puede afectar otros procesos biológicos como el crecimiento apropiado de las raíces y la simbiosis entre plantas y bacterias fijadoras de nitrógeno; adicionalmente, puede generar resistencia a los antimicrobianos causando alteraciones en la estructura y función de las comunidades microbianas del ecosistema (Williams-Nguyen et al., 2016).

El estudio de agentes fitopatógenos es un área de interés en el país. Específicamente los estudios encaminados a conocer la biología de los agentes fitopatógenos que pueden alterar la calidad de los productos alimenticios a nivel de poscosecha representan un área de investigación en emergencia. Las enfermedades que atacan este cultivo se caracterizan por reducir la calidad y productividad de los tubérculos y por generar pérdidas económicas para los productores (Méndez et al., 2009). Entre fitopatógenos encontramos aquellos de origen bacteriano como *Ralstonia solanacearum*, que produce marchitez y atrofia de la planta. Esta enfermedad es catalogada como la segunda en importancia por su capacidad para limitar la producción de papa, causando elevadas pérdidas al año (Muzira et al., 2018).

Otra enfermedad de origen bacteriano es la costra de la papa, causada por *S. cabies*, enfermedad muy común en el cultivo y que, al contrario de *Ralstonia* sp., es una de las más inocuas en lo que hace referencia a la repercusión económica, porque causa efectos cosméticos en la cosecha, afectando la calidad pero no el rendimiento ni la conservación de los cultivos (Beaulieu et al., 2019; Dees & Wanner, 2012). Finalmente, la pudrición blanda causada por *P. carotovorum*, objeto de esta revisión, es una de las enfermedades más relevantes en la afectación del tubérculo, en la etapa de poscosecha, generando grandes pérdidas económicas.

Esta enfermedad se evidencia a nivel de campo y de almacenamiento, generando pérdidas de entre 50 y 100 millones de dólares anuales a nivel mundial (Al-Zomor et al., 2013; Franco & Stefanova, 2008). Varios autores han indagado acerca de diversos aspectos biológicos de esta bacteria (Czajkowski et al., 2011;

Fukuoka et al., 2001; Senchenkova et al., 2003) y, a la fecha, múltiples aspectos fenotípicos, bioquímicos y moleculares han sido esclarecidos. Por otro lado, la taxonomía de este agente es un área en constante reevaluación (Czerwicka et al., 2011; Duarte et al., 2004; Lee et al., 2017). Actualmente, se han descrito seis subespecies, de las cuales tres se caracterizan como agentes fitopatógenos afectando diversos órganos vegetales, como tubérculo y hoja en plantas de papa (Aysan et al., 2003).

Estudios en el área de regulación de la expresión génica de esta bacteria han permitido establecer aspectos relevantes del mecanismo *quorum sensing* como medio para la expresión de diversos factores de virulencia con los que cuenta el microorganismo. Se destaca la secreción de exoenzimas de tipo pectinasas como principales responsables de generar la pudrición del tubérculo. También se ha detectado la producción del antibiótico de tipo carbapenem que facilita la competencia con otros microorganismos propios de la superficie del tubérculo y que permite que se produzca la infección del tejido vegetal de manera efectiva (Burr et al., 2006; Byers et al., 2002; Corbett et al., 2005; Pemberton et al., 2005).

Con respecto a los métodos empleados para la detección de dicho agente, se encuentran los métodos clásicos, que presentan ventajas en relación al costo, fácil acceso de los reactivos y, en algunos casos, la identificación entre especies, pero muestran baja sensibilidad y especificidad, además de requerir bastante tiempo para su ejecución (Gorris et al., 1994; Perombelon et al., 2002). Por otra parte, los métodos inmunológicos han evidenciado reacciones cruzadas con microflora epífita y su costo es mayor (Al-Zomor et al., 2013; Fraaije et al., 1997; Gorris et al., 1994). Actualmente, las técnicas moleculares son las más eficientes para detectar el ADN del patógeno y, a la fecha, se han desarrollado *primers* específicos para revelar su presencia en una muestra de origen vegetal (De Boer & Ward, 1995; Doolotkeldieva et al., 2016; Frechon et al., 1998; Kang et al., 2003; Laurila et al., 2010). Adicionalmente, es necesario perfeccionar e implementar los métodos clásicos y moleculares de diagnóstico para la detección temprana de la enfermedad, con metodologías como los biosensores, que toman menos tiempo, no requieren de equipamientos sofisticados y son altamente sensibles (Fang & Ramasamy, 2015; Khater et al., 2017).

Dado que las estrategias convencionales para el manejo de esta enfermedad no han resultado eficientes, es relevante destacar los estudios desarrollados en el área de control biológico que permite la utilización de antagonistas naturales tales como *Bacillus subtilis* (Ehrenberg) y *B. amyloliquefaciens* (Priest, Goodfellow, Shute, & Berkeley); asimismo, el uso de extractos naturales de plantas y semillas ha permitido aislar compuestos bioactivos de actividad antibacterial frente a la pudrición blanda para su manejo (Azaiez et al., 2018; Gerayeli & Baghaee, 2018; Hajian-Maleki et al., 2019). Finalmente, como perspectivas para el control de esta bacteria fitopatógena, se considera, en primer lugar, la obtención de variedades genéticamente modificadas que produzcan cosechas más estables y menos susceptibles a patógenos. Aunque es importante resaltar que los recursos genéticos de las variedades silvestres particularmente de los Andes, como la adaptación climática a condiciones externas y la resistencia a plagas, deben ser preservadas, no solamente como baluartes ancestrales, sino también como una herramienta en la obtención de este tipo de variedades. También resultaría interesante el desarrollo de nanosensores basados en nanopartículas plata (AgNP) con acción antibacterial para detectar y eliminar este agente a nivel del almacenamiento (Gasparyan & Bazukyan, 2013).

Conclusiones

Pectobacterium carotovorum es el agente causal de la pudrición blanda de la papa, la enfermedad poscosecha más relevante, que causa grandes pérdidas económicas para los productores y comerciantes. La biología del patógeno está ampliamente esclarecida en términos de sus características fenotípicas, genotípicas y bioquímicas, así como en la forma en que emplean el sistema de regulación de la expresión génica *quorum sensing* para desplegar sus factores de virulencia con el fin de generar la enfermedad; sin embargo, la taxonomía de la especie está siendo reevaluada. Están disponibles diferentes métodos para la identificación del patógeno, tanto clásicos como moleculares, pero para lograr detectar la presencia de este agente fitopatígeno en una muestra biológica existen ciertas limitaciones en las técnicas convencionales. Por eso, se están empezando a desarrollar sistemas de biosensores que permiten la detección temprana de estos patógenos de una manera específica y sensible; no obstante, a la fecha no se ha desarrollado este tipo de dispositivos para la detección de *P. carotovorum* y, por lo tanto, esta sería un área interesante de investigación con el fin de poder generar dispositivos de tipo comercial que puedan ser utilizados por los productores.

Para el control de este agente fitopatígeno, usualmente se emplean prácticas culturales y pesticidas; sin embargo, estos no son muy efectivos, ya que una vez la patología ha iniciado el control es limitado debido al rápido crecimiento del patógeno y la inhabilidad del producto para penetrar los tejidos. Por tal motivo, se han desarrollado investigaciones en el control biológico de este agente siendo *Pseudomonas fluorescens* (Migula) y *Bacillus subtilis* los antagonistas sobresalientes.

Agradecimientos

A la Universidad de Boyacá y a los grupos de investigación Gribac y Gestión ambiental de la misma Institución.

Descargos de responsabilidad

Todos los autores realizaron aportes significativos al documento, están de acuerdo con su publicación y manifiestan que no existen conflictos de interés en este estudio.

Referencias

Abd El-Khair, H., & Haggag, K. H. (2007). Application of some bactericides and bioagents for controlling the soft rot disease in potato. *Research Journal of Agriculture and Biological Sciences*, 3(5), 463-473. <http://www.aensiweb.net/AENSIWEB/rjabs/rjabs/2007/463-473.pdf>

- Abisado, R. G., Benomar, S., Klaus, J. R., Dandekar, A., & Chandler, J. R. (2018). Bacterial quorum sensing and microbial community interactions. *MBio*, 9(3), e02331-17. <http://doi.org/10.1128/mBio.02331-17>
- Abu-Obeid, I., Khlaif, H., & Salem, N. (2018). Detection and Identification of Potato Soft Rot *Pectobacterium carotovorum* Subspecies *carotovorum* by PCR Analysis of 16S rDNA in Jordan Ibtihal. *Agricultural Sciences*, 9(5), 546556. <https://doi.org/10.4236/as.2018.95037>
- Acuña, I., & Araya, M. (2017). Pudriciones blandas y pie negro. Instituto de Investigaciones Agropecuarias - INIA Remehue, 51, 2. <http://www.inia.cl/wp-content/uploads/FichasTecnicasSanidadVegetal/Ficha%2051%20Pudriciones%20blandas%20y%20pie%20negro.pdf>
- Al-Zomor, R., Khlaif, H., & Akash, M. (2013). Detection and Identification of *Erwinia carotovora* subsp. *atroseptica* (Van Hall, 1902) the causal agent of potato blackleg by RFLP-PCR. *Jordan Journal of Agricultural Sciences*, 9(2), 170-183. <https://doi.org/10.12816/0001100>
- Ansari, F. A., & Ahmad, I. (2018). Quorum sensing in phytopathogenic bacteria and its relevance in plant health. En V. C. Kalia (Ed.), *Biotechnological Applications of Quorum Sensing Inhibitors* (pp. 351-370). Springer. https://doi.org/10.1007/978-981-10-9026-4_17
- Aysan, Y., Karatas, A., & Cinar, O. (2003). Biological control of bacterial stem rot caused by *Erwinia chrysanthemi* on tomato. *Crop Protection*, 22(6), 807-811. [https://doi.org/10.1016/S0261-2194\(03\)00030-9](https://doi.org/10.1016/S0261-2194(03)00030-9)
- Azaiez, S., Slimene, I. B., Karkouch, I., Essid, R., Jallouli, S., Djebali, N., & Tabbene, O. (2018). Biological control of the soft rot bacterium *Pectobacterium carotovorum* by *Bacillus amyloliquefaciens* strain Ar10 producing glycolipid-like compounds. *Microbiological Research*, 217, 23-33. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2018.08.013>
- Beaulieu, C., Khalil, M., Lerat, S., & Beaudoin, N. (2019). The plant pathogenic bacterium *Streptomyces scabies* degrades the aromatic components of potato periderm via the β -ketoacid pathway. *Frontiers in Microbiology*, 10, 2795. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.02795>
- Berne, C., Ducret, A., Gail G.H., & Brun, Y. V. (2015). Adhesins involved in attachment to abiotic surfaces by Gram-negative bacteria. *Microbiology Spectrum*, 3(4), 1-45. <https://doi.org/10.1128/microbiolspec.MB-0018-2015>
- Bhat, K. A., Bhat, N. A., Mohiddin, F. A., Sheikh, P. A., & Wani, A. (2012). Studies on pectinase activities of isolates of *Erwinia carotovora* and *Rhizopus* sp. causing soft rot in cabbage (*Brassica oleracea* var. *capitata* L.). *African Journal of Agricultural Research*, 7(45), 6062-6067. <https://doi.org/10.5897/ajar12.1215>
- Borba, N. (2008). *La papa un alimento básico. Posibles impactos frente a la introducción de papa transgénica*. Red de Acción en Plaguicidas y sus alternativas para América Latina (RAP-AL). <http://www.rapaluruaguay.org/transgenicos/Papa/Papa.pdf>
- Burr, T., Barnard, A., Corbett, M., Pemberton, C., Simpson, N., & Salmond, G. (2006). Identification of the central quorum sensing regulator of virulence in the enteric phytopathogen, *Erwinia carotovora*:

- The VirR repressor. *Molecular Microbiology*, 59(1), 113-125. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2958.2005.04939.x>
- Byers, J. T., Lucas, C., Salmond, G. P., & Welch, M. (2002). Nonenzymatic turnover of an *Erwinia carotovora* quorum-sensing signaling molecule. *Journal of Bacteriology*, 184(4), 1163-1171. <http://doi.org/10.1128/jb.184.4.1163-1171.2002>
- Byrne, B., Stack, E., Gilmartin, N., & O'Kennedy, R. (2009). Antibody-based sensors: Principles, problems and potential for detection of pathogens and associated toxins. *Sensors*, 9(6), 4407-4445. <http://doi.org/10.3390/s90604407>
- Caro-Castro, J., Mateo-Tuesta, C., Cisneros-Moscol, J., Galindo-Cabello, N., & León-Quispe, J. (2019). Aislamiento y selección de actinomicetos rizosféricos con actividad antagonista a fitopatógenos de la papa (*Solanum tuberosum* spp. *andigena*). *Ecología Aplicada*, 18(2), 101-109.
- Cladera-Olivera, F., Caron, G. R., Motta, A. S., Souto, A. A., & Brandelli, A. (2006). Bacteriocin-like substance inhibits potato soft rot caused by *Erwinia carotovora*. *Canadian Journal of Microbiology*, 52(6), 533-539. <http://doi.org/10.1139/w05-159>
- Corbett, M., Virtue, S., Bell, K., Birch, P., Burr, T. Hyman, L., & Salmond, G. (2005). Identification of a new quorum-sensing-controlled virulence factor in *Erwinia carotovora* subsp. *atroseptica* secreted via the type II targeting pathway. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 18(4), 334-342. <https://doi.org/10.1094/MPMI-18-0334>
- Corzo, M., & Quiñones, M. (2017). Identificación bioquímica, fisiológica y patogénica de aislados bacterianos asociados a la pudrición blanda y pierna negra en papa. *Revista de Protección Vegetal*, 32(3), 1-7. http://scielo.sld.cu/scielo.php?pid=S1010-27522017000300005&script=sci_arttext&tlng=pt
- Costa, A. B., Eloy, M., Cruz, L., Janse, J. D., & Oliveira, H. (2006). Studies on pectolytic *Erwinia* sp. in Portugal reveal unusual strains of *E. carotovora* subsp. *atroseptica*. *Journal of Plant Pathology*, 88(2), 161-169. <https://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=IT2007601827>
- Cronin, D., Moënné-Loccoz, Y., Fenton, A., Dunne, C., Dowling, D. N., & O'Gara, F. (1997). Ecological interaction of a biocontrol *Pseudomonas fluorescens* strain producing 2, 4-diacetylphloroglucinol with the soft rot potato pathogen *Erwinia carotovora* subsp. *atroseptica*. *FEMS Microbiology Ecology*, 23(2), 95-106. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.1997.tb00394.x>
- Culler, H., Couto, S., Higa, J., Ruiz, R., Yang, M., Bueris, V., ... & Sircili, M. (2018). Role of SdiA on biofilm formation by atypical enteropathogenic *Escherichia coli*. *Genes*, 9(5), 1-17. <https://doi.org/10.3390/genes9050253>
- Czajkowski, R., Pérombelon, M. C. M., Veen, J. A., & Van Der Wolf, J. M. (2011). Control of blackleg and tuber soft rot of potato caused by *Pectobacterium* and *Dickeya* species: A review. *Plant Pathology*, 60(6), 999-1013. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.2011.02470.x>

- Czajkowski, R., Pérombelon, M. C. M., Jafra, S., Lojkowska, E., Potrykus, M., Van der Wolf, J. M., & Sledz, W. (2015). Detection, identification and differentiation of *Pectobacterium* and *Dickeya* species causing potato blackleg and tuber soft rot: A review. *Annals of Applied Biology*, 166(1), 18-38. <https://doi.org/10.1111/aab.12166>
- Czerwicka, M., Marszewska, K., Bychowska, A., Dziadziusko, H., Brzozowski, K., Lojkowska, E., & Kaczynski, Z. (2011). Chemical structure of the O-polysaccharide isolated from *Pectobacterium atrosepticum* SCRI 1039. *Carbohydrate Research*, 346(18), 2978-2981. doi: <https://doi.org/10.1016/j.carres.2011.10.026>
- Dadařođlu, F., & Kotan, R. (2017). Identification and characterization of *Pectobacterium carotovorum*. *Journal of Animal and Plant Sciences*, 27(2), 647-654. <http://www.thejaps.org.pk/docs/v-27-2/36.pdf>
- De Boer, S. H., Maher, E. A., & Kelman, A. (1986). Serogroups of *Erwinia carotovora* involved in systemic infection of potato plants and infestation of progeny tubers. *American Potato Journal*, 63(1), 1-11. <https://doi.org/10.1007/BF02855294>
- De Boer, S. H., & Ward, L. J. (1995). PCR detection of *Erwinia carotovora* subsp. *atroseptica* associated with potato tissue. *Phytopathology*, 85(29), 854-858. <https://doi.org/10.1094/Phyto-85-854>
- De Lacy Costello, B. P. J., Ewen, R. J., Gunson, H. E., Ratcliffe, N. M., & Spencer-Phillips, P. T. N. (2000). The development of a sensor system for the early detection of soft rot in stored potato tubers. *Measurement Science and Technology*, 11(12), 1685. <https://doi.org/10.1088/0957-0233/11/12/305>
- Dees, M. W., & Wanner, L. A. (2012). In search of better management of potato common scab. *Potato Research*, 55, 249-268. <https://doi.org/10.1007/s11540-012-9206-9>
- Del Puerto Rodríguez, A. M., Suárez Tamayo, S., & Palacio Estrada, D. E. (2014). Efectos de los plaguicidas sobre el ambiente y la salud. *Revista Cubana de Higiene y Epidemiologia*, 52(3), 372-387. <http://scielo.sld.cu/pdf/hie/v52n3/hig10314.pdf>
- Devaux, A., Andrade-Piedra, J. L., Ordinola, M., Velasco, C., & Hareau, G. (2011). La papa y la seguridad alimentaria en la región andina: Situación actual y desafíos para la innovación. En J. Andrade, J. Reinoso, S. Ayala (Eds.), *Memorias del 4.º Congreso Ecuatoriano de la Papa* (pp. 10-14). Guaranda (Ecuador) 28-30 jun 2011. <https://cgspace.cgiar.org/handle/10568/67650>
- Diallo, S., Latour, X., Groboillot, A., Smadja, B., Copin, P., Orange, N., & Chevalier, S. (2009). Simultaneous and selective detection of two major soft rot pathogens of potato: *Pectobacterium atrosepticum* (*Erwinia carotovora* subsp. *atrosepticum*) and *Dickeya* spp. (*Erwinia chrysanthemi*). *European Journal of Plant Pathology*, 125(2), 349-354. <https://doi.org/10.1007/s10658-009-9477-4>
- Diallo, S., Crépin, A., Barbey, C., Orange, N., Burini, J. F., & Latour, X. (2011). Mechanisms and recent advances in biological control mediated through the potato rhizosphere. *FEMS Microbiology Ecology*, 75(3), 351-364. <http://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2010.01023.x>

- Doolotkeldieva, T., Bobusheva, S., & Suleymankisi, A. (2016). Biological Control of *Erwinia carotovora* ssp. *carotovora* by *Streptomyces* Species. *Advances in Microbiology*, 6(2), 104-114. <https://doi.org/10.4236/aim.2016.62011>
- Douches, D. S., Maas, D., Jastrzebski, K., & Chase, R. W. (1996). Assessment of Potato Breeding Progress in the USA over the Last Century. *Crop Science*, 36(6), 1544-1552. <http://doi.org/10.2135/cropsci1996.0011183X003600060024x>
- Duarte, V., De Boer, S. H., Ward, L. J., & De oliveira, A. (2004). Characterization of atypical *Erwinia carotovora* strains causing blackleg of potato in Brazil. *Journal of Applied Microbiology*, 96(3), 535-545. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2672.2004.02173.x>
- Evans, T. J., Ind, A., Komitopoulou, E., & Salmond, G. P. C. (2010). Phage-selected lipopolysaccharide mutants of *Pectobacterium atrosepticum* exhibit different impacts on virulence. *Journal of Applied Microbiology*, 109(2), 505-514. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2672.2010.04669.x>
- Fang, Y., & Ramasamy, R. (2015). Current and prospective methods for plant disease detection. *Biosensors*, 5(3), 537-561. <https://doi.org/10.3390/bios5030537>
- Faquihi, H., Mhand, R. A., Ennaji, M., Benbouaza, A., & Achbani, E. (2015). *Aureobasidium pullulans* (De Bary) G. Arnaud, a biological control against soft rot disease in potato caused by *Pectobacterium carotovorum*. *International Journal of Science and Research*, 3(10), 1779-1786. <https://pdfs.semanticscholar.org/a594/42dbb037f98ee584cbd6ff8827793a56a49d.pdf>
- Flores-Magdaleno, H., Flores-Gallardo, H., & Ojeda-Bustamante, W. (2014). Phenological prediction of potato crop by means of thermal time. *Revista Fitotecnia Mexicana*, 37(2), 149-157. <http://www.scielo.org.mx/pdf/rfm/v37n2/v37n2a6.pdf>
- Fraaije, B. A., Appels, M., De Boer, S. H., Van Vuurde, J. W. L., & Van den Bulk, R. W. (1997). Detection of soft rot *Erwinia* spp. on seed potatoes: Conductimetry in comparison with dilution plating, PCR and serological assays. *European Journal of Plant Pathology*, 103(2), 183-193. <https://doi.org/10.1023/A:1008684428898>
- Franco, Y., & Stefanova, M. (2008). Determinaci6n de actividades enzim6ticas implicadas en la virulencia de cepas de *Pectobacterium carotovorum* subsp. *carotovorum* y *Dickeya chrysanthemi* aisladas de papa. *Agro Sur*, 36(3), 130-136. <https://doi.org/10.4206/agrosur.2008.v36n3-02>
- Frechon, D., Exbrayat, P., Helias, V., Hyman, L. J., Jouan, B., Llop, P., & Bertheau, Y. (1998). Evaluation of a PCR kit for the detection of *Erwinia carotovora* subsp. *atroseptica* on potato tubers. *Potato Research*, 41(2), 163-173. <https://doi.org/10.1007/BF02358439>
- Fucikovsky, L., & Villarreal, L. (1991). Supervivencia y dispersi6n de *Erwinia caratovora* subsp. *atroseptica* y *E. carotovora* subsp. *carotovora* en el valle de Toluca, M6xico. *Revista Latinoamericana de la Papa*, 4(1), 52-61. <http://papaslatinas.org/index.php/rev-alap/article/view/43>
- Fukuoka, S., Brandenburg, K., M6ller, M., Lindner, B., Koch, M., & Seydel, U. (2001). Physico-chemical analysis of lipid A fractions of lipopolysaccharide from *Erwinia carotovora* in relation to bioactivity.

- Biochimica et Biophysica Acta - Biomembranes*, 1510(1-2), 185-197. [https://doi.org/10.1016/S0005-2736\(00\)00347-3](https://doi.org/10.1016/S0005-2736(00)00347-3).
- Gasparyan, V. K., & Bazukyan, I. L. (2013). Lectin sensitized anisotropic silver nanoparticles for detection of some bacteria. *Analytica Chimica Acta*, 766, 83-87. <https://doi.org/10.1016/j.aca.2012.12.015>
- Gerayeli, N., & Baghaee S. (2018). Evaluation of the antagonistic potential of *Bacillus* strains against *Pectobacterium carotovorum* subsp. *carotovorum* and their role in the induction of resistance to potato soft rot infection. *European Journal of Plant Pathology*, 150(4), 1049-1063. <https://doi.org/10.1007/s10658-017-1344-0>
- Gorris, M., Alarcon, B., Lopez, M., & Cambra, M. (1994). Characterization of monoclonal antibodies specific for *Erwinia carotovora* subsp. *atroseptica* and comparison of serological methods for its sensitive detection on potato tubers. *Applied and Environmental Microbiology*, 60(6), 2076-2085. <https://doi.org/10.1128/aem.60.6.2076-2085.1994>
- Gosch, C., Gottsberger, R. A., Stich, K., & Fischer, T. C. (2012). Blue EaLAMP—a specific and sensitive method for visual detection of genomic *Erwinia amylovora* DNA. *European Journal of Plant Pathology*, 134(4), 835-845. <http://doi.org/10.1007/s10658-012-0059-5>
- Gurney, J., Azimi, S., McNally, A., Brown, S. P., & Diggle, S. P. (2018). Combinatorial quorum sensing in *Pseudomonas aeruginosa* allows for novel cheating strategies. *BioRxiv*, 313502. <https://doi.org/10.1101/313502>
- Hajian-Maleki, H., Baghaee-Ravari, S., Moghaddam, M. (2019). Efficiency of essential oils against *Pectobacterium carotovorum* subsp. *carotovorum* causing potato soft rot and their possible application as coatings in storage. *Postharvest Biology and Technology*, 156(2), 110928. <https://doi.org/10.1016/j.postharvbio.2019.06.002>
- Hamel, C., Chevalier, S., Dé, E., Orange, N., & Molle, G. (2001). Isolation and characterisation of the major outer membrane protein of *Erwinia carotovora*. *Biochimica et Biophysica Acta - Biomembranes*, 1515(1), 12-22. [https://doi.org/10.1016/S0005-2736\(01\)00387-X](https://doi.org/10.1016/S0005-2736(01)00387-X)
- Hauben, L., & Swings, J. (2015). *Erwinia*. En M. E. Trujillo, S. Dedysh, P. DeVos, B. Hedlund, P. Kämpfer, F. A. Rainey & W. B. Whitman (Eds.), *Bergey's Manual of Systematics of Archaea and Bacteria*. <https://doi.org/10.1002/9781118960608.gbm01146>
- Hellinga, H., Durham, N. C., Looger, L. L., & Madison, A. L. (2013). United States Patent- *Biosensor*, 2(12), 4-8. <https://patentimages.storage.googleapis.com/df/b8/d3/d56dfd2001af45/US9625458.pdf>
- Henke, J. M., & Bassler, B. L. (2004). Bacterial social engagements. *Trends in Cell Biology*, 14 (11), 648-656. <https://doi.org/10.1016/j.tcb.2004.09.012>
- Instituto Colombiano Agropecuario (ICA). (2020). *Registros de venta de plaguicidas químicos de uso agrícola cancelados*. <https://www.ica.gov.co/areas/agricola/servicios/regulacion-y-control-de-plaguicidas-quimicos/registro-de-venta-pqua-cancelados.aspx>.

- Jafra, S., Przysowa, J., Czajkowski, R., Michta, A., Garbeva, P., & Van der Wolf, J. M. (2006). Detection and characterization of bacteria from the potato rhizosphere degrading N-acyl-homoserine lactone. *Canadian Journal of Microbiology*, 52(10), 1006-1015. <https://doi.org/10.1139/w06-062>
- Jemielita, M., Wingreen, S., & Bassler, B. L. (2018). Quorum sensing controls *Vibrio cholerae* multicellular aggregate formation. *Elife*, 7, e42057. <http://doi.org/10.7554/eLife.42057>
- Jones, D. L., & Darrah, P. R. (1994). Role of root derived organic acids in the mobilization of nutrients from the rhizosphere. *Plant and Soil*, 166(2), 247-257. <https://doi.org/10.1007/BF00008338>
- Kang, H. W., Kwon, S. W., & Go, S. J. (2003). PCR-based specific and sensitive detection of *Pectobacterium carotovorum* ssp. *carotovorum* by primers generated from a URP-PCR fingerprinting-derived polymorphic band. *Plant Pathology*, 52(2), 127-133. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3059.2003.00822.x>
- Kastelein, P., Schepel, E. G., Mulder, A., Turkensteen, L. J., & Van Vuurde, J. W. L. (1999). Preliminary selection of antagonists of *Erwinia carotovora* subsp. *atroseptica* (Van Hall) Dye for application during green crop lifting of seed potato tubers. *Potato research*, 42(1), 161-171. <https://doi.org/10.1007/BF02358406>
- Kazemi-Pour, N., Condemine, G., & Hugouvieux-Cotte-Pattat, N. (2004). The secretome of the plant pathogenic bacterium *Erwinia chrysanthemi*. *Proteomics*, 4(10), 3177-3186. <http://doi.org/10.1002/pmic.200300814>
- Khater, M., De la Escosura-Muñiz, A., & Merkoçi, A. (2017). Biosensors for plant pathogen detection. *Biosensors and Bioelectronics*, 93(2017), 72-86. <https://doi.org/10.1016/j.bios.2016.09.091>
- Khosro, I., Kazemi, S., Zarrabi, S., & Reza, M. (2012). Antagonism of *Bacillus* species against *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* and *Pectobacterium carotovorum* subsp. *carotovorum*. *African Journal of Microbiology Research*, 6(7), 1615-1620. <https://doi.org/10.5897/ajmr12.075>
- Laatu, M., & Condemine, G. (2003). Rhamnogalacturonate lyase RhiE is secreted by the out system in *Erwinia chrysanthemi*. *Journal of bacteriology*, 185(5), 1642-1649. <http://doi.org/10.1128/JB.185.5.1642-1649.2003>
- Laurila, J., Hannukkala, A., Nykyri, J., Pasanen, M., Hélias, V., Garlant, L., & Pirhonen, M. (2010). Symptoms and yield reduction caused by *Dickeya* spp. strains isolated from potato and river water in Finland. *European Journal of Plant Pathology*, 126(2), 249-262. <https://doi.org/10.1007/s10658-009-9537-9>
- Lee, J., Kim, S., & Park, T. H. (2017). Diversity of bacteriophages infecting *Pectobacterium* from potato fields. *Journal of Plant Pathology*, 99(2), 453-460. <https://doi.org/10.4454/jpp.v99i2.3880>
- Maldonado, N., Robledo, C., & Robledo, J. (2018). La espectrometría de masas MALDI-TOF en el laboratorio de microbiología clínica. *Infectio*, 22(1), 35-45. <http://dx.doi.org/10.22354/in.v0i0.703>

- Mattinen, L., Tshuikina, M., Mäe, A., & Pirhonen, M. (2004). Identification and characterization of Nip, necrosis-inducing virulence protein of *Erwinia carotovora* subsp. *carotovora*. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 17(12), 1366-1375. <http://doi.org/10.1094/MPMI.2004.17.12.1366>
- Matsumoto, H., Jitareerat, P., Baba, Y., & Tsuyumu, S. (2003). Comparative study of regulatory mechanisms for pectinase production by *Erwinia carotovora* subsp. *carotovora* and *Erwinia chrysanthemi*. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 16(3), 226-237. <https://doi.org/10.1094/MPMI.2003.16.3.226>
- McCready, R., Paczkowski, E., Henke, R., & Bassler, L. (2019). Structural determinants driving homoserine lactone ligand selection in the *Pseudomonas aeruginosa* LasR quorum-sensing receptor. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116(1), 245-254. <https://doi.org/10.1073/pnas.1817239116>
- Méndez, P., Inostroza, J., & Carillanca, C. R. (2009). *Manual de papa para la Araucanía: Manejo de cultivo, enfermedades y almacenaje*. Instituto de Investigaciones Agropecuarias. <http://biblioteca.inia.cl/medios/biblioteca/boletines/NR36493.pdf>
- Miles, L. A., Lopera, C. A., González, S., Cepero de García, M. C., Franco, A. E., & Restrepo, S. (2012). Exploring the biocontrol potential of fungal endophytes from an Andean Colombian Paramo ecosystem. *BioControl*, 57(5), 697-710. <https://doi.org/10.1007/s10526-012-9442-6>
- Miller, A., Beed, D., & Harmon, C. L. (2009). Plant disease diagnostic capabilities and networks. *Annual Review of Phytopathology*, 47, 15-38. <https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-080508-081743>
- Mills, A. A. S., Platt, H. W., & Hurta, R. A. (2006). Sensitivity of *Erwinia* sp. to salt compounds in vitro and their effect on the development of soft rot in potato tubers in storage. *Postharvest Biology and Technology*, 41(2), 208-214. <https://doi.org/10.1016/j.postharvbio.2006.03.015>
- Montesinos, E. (2003). Development, registration and commercialization of microbial pesticides for plant protection. *International microbiology*, 6(4), 245-52. <http://doi.org/10.1007/s10123-003-0144-x>
- Muzira, R., Basamba, T., & Tenywa, J. S. (2018). Assessment of Soil Nutrients Limiting Sustainable Potato Production in the Highlands of South-Western Uganda. *Open Access Library Journal*, 5(3), 1-8. <http://doi.org/10.4236/oalib.1104440>
- Ng, L., Watve, S., Barrasso, K., Jung, A., Davis, J., Hawver, L. A., Khataokar, A., Palaganas, R. G., Neiditch, M. B., & Perez, L. J. (2019). Ethanolamine regulates CqsR quorum-sensing signaling in *Vibrio cholerae*. *The Preprint Server for Biology - bioRxiv*, 589390. <https://doi.org/10.1101/589390>
- Nikitin, M., Statsyuk, N. V., Frantsuzov, P. A., Dzhavakhiya, V. G., & Golikov, A. G. (2018). Matrix approach to the simultaneous detection of multiple potato pathogens by real-time PCR. *Journal of Applied Microbiology*, 124(3), 797-809. <https://doi.org/10.1111/jam.13686>
- Ojeda-Bustamante, W., Sifuentes-Ibarra, E., Slack, D. C., & Carrillo, M. (2004). Generalization of irrigation scheduling parameters using the growing degree days concept: application to a potato crop. *Irrigation and Drain*, 53(3), 251-261. <https://doi.org/10.1002/ird.134>

- Pemberton, C. L., Whitehead, N. A., Sebaihia, M., Bell, K. S., Hyman, L. J., Harris, S. J., & Salmond, G. P. C. (2005). Novel quorum-sensing-controlled genes in *Erwinia carotovora* subsp. *carotovora*: Identification of a fungal elicitor homologue in a soft-rotting bacterium. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 18(4), 343-353. <https://doi.org/10.1094/MPMI-18-0343>
- Pérez-Rojas, F., León-Quispe, J., & Galindo-Cabello, N. (2015). Actinomicetos aislados del compost y su actividad antagonista a fitopatógenos de la papa (*Solanum tuberosum* spp. andigena Hawkes). *Revista mexicana de fitopatología*, 33(2), 116-139
- Perombelon, M., Hyman, L., Wallace, A., Lopez, M., Cambra, M., & Gorris, M. (1995). *Journal of Applied Bacteriology*, 78(4), 437-444. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2672.1995.tb03431.x>
- Perombelon, M. (2002). Potato diseases caused by soft rot erwinias: An overview of pathogenesis. *Plant Pathology*, 51(1), 1-12. <https://doi.org/10.1046/j.0032-0862.2001.Shorttitle.doc.x>
- Phokum, C., Jitareerat, P., Photchanachai, S., & Cheevadhanarak, S. (2006). Detection and classification of soft rot *Erwinia* of vegetables in Thailand by DNA polymerase chain reaction. *Acta Horticulturae*, 712, 917-926. <http://doi.org/10.17660/ActaHortic.2006.712.12>
- Piepenburg, O., Williams, C. H., Stemple, D. L., & Armes, N. A. (2006). DNA detection using recombination proteins. *PLoSbiology*, 4(7), e204. <http://doi.org/10.1371/journal.pbio.0040204>
- Pöllumaa, L., Alamäe, T., & Mäe, A. (2012). Quorum sensing and expression of virulence in *Pectobacteria*. *Sensors*, 12(3), 3327-3349. <http://doi.org/10.3390/s120303327>
- Potrykus, M., Sledz, W., Golanowska, M., Slawiak, M., Binek, A., Motyka, A., Zoledowska, S., Czajkowski, R., & Lojkowska, E. (2014). Simultaneous detection of major blackleg and soft rot bacterial pathogens in potato by multiplex polymerase chain reaction. *Annals of Applied Biology*, 165(3), 474-487. <https://doi.org/10.1111/aab.12156>
- Procolombia. (2020). *Inversión del sector agroquímico*. <https://www.inviertaencolombia.com.co/sectores/manufacturas/agroquimicos.html>
- Rodríguez, L. E. (2010). Origen y evolución de la papa cultivada. Una revisión. *Agronomía Colombiana*, 28(1), 9-17. <https://revistas.unal.edu.co/index.php/agrocol/article/view/17588/37339>
- Šalplachta, J., Kubesová, A., Horký, J., Matoušková, H., Tesařová, M., & Horká, M. (2015). Characterization of *Dickeya* and *Pectobacterium* species by capillary electrophoretic techniques and MALDI-TOF MS. *Analytical and Bioanalytical Chemistry*, 407(25), 7625-7635. <http://doi.org/10.1007/s00216-015-8920-y>
- Scala, V., Pucci, N., & Loreti, S. (2018). The diagnosis of plant pathogenic bacteria: A state of art. *Frontiers in Bioscience - Elite*, 10(3), 449-460. <https://doi.org/10.2741/e832>
- Scott, R. I., Chard, J. M., Hocart, M. J., Lennard, J. H., & Graham, D. C. (1996). Penetration of potato tuber lenticels by bacteria in relation to biological control of blackleg disease. *Potato Research*, 39(3), 333-344. <https://doi.org/10.1007/BF02357937>

- Senchenkova, S., Knirel, Y., Shashkov, A., Ahmed, M., Mavridis, A., & Rudolph, K. (2003). Structure of the O-polysaccharide of *Erwinia carotovora* ssp. *carotovora* GSPB 436. *Carbohydrate Research*, 338(19), 2025-2027. [https://doi.org/10.1016/S0008-6215\(03\)00326-4](https://doi.org/10.1016/S0008-6215(03)00326-4)
- Sharga, B. M., & Lyon, G. D. (1998). *Bacillus subtilis* BS 107 as an antagonist of potato blackleg and soft rot bacteria. *Canadian Journal of Microbiology*, 44(8), 777-783. <https://doi.org/10.1139/w98-064>
- Siegel, J. (1987). *Language contact in a plantation environment: A sociolinguistic history of Fiji*. Cambridge University Press.
- Smadja, B., Latour, X., Faure, D., Chevalier, S., Dessaux, Y., & Orange, N. (2004). Involvement of N-acylhomoserine lactones throughout plant infection by *Erwinia carotovora* subsp. *atroseptica* (*Pectobacterium atrosepticum*). *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 17(11), 1269-1278. <https://doi.org/10.1094/MPMI.2004.17.11.1269>
- Smith, C., & Bartz, J. A. (1990). Variation in the Pathogenicity and Aggressiveness of Strains of *Erwinia carotovora* subsp. *carotovora* Isolated from Different Hosts. *Plant Disease*, 75, 505-509. <http://doi.org/10.1094/PD-74-0505>
- Strobel, G., Daisy, B., Castillo, U., & Harper, J. (2004). Natural products from endophytic microorganisms. *Journal of Natural Products*, 67(2), 257-268. <http://doi.org/10.1021/np030397v>
- Toth, I. K., Avrova, A. O., & Hyman, L. J. (2001). Rapid identification and differentiation of the soft rot *Erwinias* using 16S_23S intergenic transcribed spacer (ITS)-PCR and RFLP analyses. *Applied and Environmental Microbiology*, 67(9), 4070-4076. <http://doi.org/10.1128/aem.67.9.4070-4076.2001>
- Toth, I. K., Bell, K. S., Holeva, M. C., & Birch, P. R. J. (2003). Soft rot *Erwiniae*: From genes to genomes. *Molecular Plant Pathology*, 4(1), 17-30. <http://doi.org/10.1046/j.1364-3703.2003.00149.x>
- Trias, R., Baneras, E., Montesinos, E., & Badosa, E. (2008). Lactic acid bacteria from fresh fruit and vegetables as biocontrol agents of phytopathogenic bacteria and fungi. *Introduction Microbial*, 11(4), 231-236. <http://doi.org/10.2436/20.1501.01.66>
- Valente, S., Nadal-Jimenez, P., Carvalho, F., Vieira, J., & Xavier, K. B. (2017). Signal integration in quorum sensing enables cross-species induction of virulence in *Pectobacterium wasabiae*. *MBio*, 8(3), e00398-17. <http://doi.org/10.1128/mBio.00398-17>
- Van der Merwe, J. J., Coutinho, T. A., Korsten, L., & Van der Waals, J. E. (2010). *Pectobacterium carotovorum* subsp. *brasiliensis* causing blackleg on potatoes in South Africa. *European Journal of Plant Pathology*, 126(2), 175-185. <https://doi.org/10.1007/s10658-009-9531-2>
- Vega, J. (mayo 9 de 2018). Los agroquímicos son un mercado que mueve cerca de US\$600 millones al año. *Agronegocios*. <https://www.agronegocios.co/agricultura/los-agroquimicos-son-un-mercado-que-mueve-cerca-de-600-millones-al-ano-2723848>
- Vincent, M., Xu, Y., & Kong, H. (2004). Helicase-dependent isothermal DNA amplification. *EMBO Reports*, 5(8), 795-800. <http://doi.org/10.1038/sj.embor.7400200>

- Visick, K. L., & McFall-Ngai, M. J. (2000). An exclusive contract: specificity in the *Vibrio fischeri* - *Euprymna scolopes* partnership. *Journal of Bacteriology*, 182(7), 1779-1787. <http://doi.org/10.1128/jb.182.7.1779-1787.2000>
- Watson, W. T., Minogue, T. D., Val, D. L., Von Bodman, S. B., & Churchill, M. E. (2002). Structural basis and specificity of acyl-homoserine lactone signal production in bacterial quorum sensing. *Molecular Cell*, 9(3), 685-694. [http://doi.org/10.1016/s1097-2765\(02\)00480-x](http://doi.org/10.1016/s1097-2765(02)00480-x)
- Whitehead, N., Byers, J., Commander, P., Corbeth, M. J., Coulthurst, S. J., Everson, L., & Salmond, G. P. (2002). The regulation of virulence in phytopathogenic *Erwinia* species: Quorum sensing, antibiotics and ecological considerations. *Antonie van Leeuwenhoek, International Journal of General and Molecular Microbiology*, 81(1-4), 223-231. <http://doi.org/10.1023/A:1020570802717>
- Williams-Nguyen J., Brett J., Bartelt-Hunt S., Boxall A.B., Durso L.M., McLain J.E., et al. (2016). Antibiotics and antibiotic resistance in agroecosystems. *Journal Environmental Quality*, 45, 394-406. <https://core.ac.uk/download/pdf/42621573.pdf>
- Yasuhara-Bell, J., Marrero, G., De Silva, A., & Alvarez, A. M. (2016). Specific detection of *Pectobacterium carotovorum* by loop-mediated isothermal amplification. *Molecular Plant Pathology*, 17(9), 1499-1505. <http://doi.org/10.1111/mpp.12378>
- Zanoli, L. M., & Spoto, G. (2013). Isothermal amplification methods for the detection of nucleic acids in microfluidic devices. *Biosensors*, 3(1), 18-43. <http://doi.org/10.3390/bios3010018>
- Zhang, Y., & Tanner, N. A. (2017). Isothermal amplification of long, discrete DNA fragments facilitated by single-stranded binding protein. *Scientific Reports*, 7(1), 84-97. <http://doi.org/10.1038/s41598-017-09063-x>