



Estudio preliminar del microbioma del bulbo de cebolla como fuente de microorganismos antagonistas para el control de la pudrición postcosecha

William RIVERA-MÉNDEZ ^{*1} , Karla AYMERICH-PICADO ¹ , Tania ESQUIVEL-MORALES ¹ ,
William WATSON-GUIDO ¹ , Jaime BRENES-MADRIZ ¹ 

¹ Centro de Investigación en Biotecnología, Instituto Tecnológico de Costa Rica, Cartago, Costa Rica.
*E-mail: wirivera@itcr.ac.cr

Enviado: 17/09/2025; Aceptado: 06/05/2026; Publicado: 03/06/2026.

RESUMEN: La cebolla es uno de los vegetales de mayor importancia económica en el mundo, pero alrededor del 30 % se pierde anualmente debido a enfermedades postcosecha. En zonas tropicales, como en los países de América Central, los secadores solares de bulbos generan un ambiente propicio para el desarrollo de podredumbres, las cuales se controlan mediante la aplicación de agroquímicos de alta residualidad. El uso de controladores biológicos en esta etapa puede ser una opción de manejo sostenible. Un análisis metabarcoding preliminar de las comunidades presentes en la superficie del bulbo puede ayudar a comprender la estructura y la funcionalidad de un ecosistema y servir de punto de partida para el desarrollo de bioinsumos. Esta investigación tuvo como objetivo analizar el microbioma de la superficie del bulbo de cebolla mediante un enfoque de metabarcoding preliminar y descriptivo y aislar microorganismos antagonistas frente a los patógenos causantes de la pudrición del bulbo. El análisis del microbioma reveló diferencias entre las comunidades presentes en la superficie de la cebolla secada en un secador solar (SS) y en la secada en el campo bajo luz solar directa (SC). En el perfil taxonómico asociado al secado solar, el predominio de microorganismos termotolerantes y patógenos puede favorecer la pudrición blanda bacteriana, mientras que en la muestra secada al sol directo, la comunidad más equilibrada entre saprófitos, patógenos y controladores biológicos redujo la presencia de bacterias y hongos causantes de pudrición blanda. De los 108 aislados obtenidos, finalmente se seleccionaron tres bacterias por su antagonismo frente a *Pseudomonas* spp. y una frente a *Penicillium* spp., con valores de 60,67, 49,2, 44,05 y 24,72%, respectivamente. Las bacterias seleccionadas se clasificaron en el género *Pseudomonas*. Según nuestro análisis, el estudio del microbioma de los bulbos es la primera vez que se emplea para comparar métodos de secado de cebolla en producciones tropicales.

Palabras clave: bioinsumo; *Allium cepa* L.; microbioma; secador solar; bioformulación.

Preliminary study of the onion bulb microbiome as a source of antagonistic microorganisms for post-harvest rot control

ABSTRACT: Onions are one of the most economically important vegetables in the world, but approximately 30% are lost annually due to post-harvest diseases. In tropical lands, such as those in Central American countries, solar bulb dryers create an ideal environment for the development of rots, which are treated with the application of highly residual agrochemicals. The use of biological control agents at this stage can be a sustainable management option. A preliminary metagenomic analysis of the communities on the bulb surface can help to understand the structure and functionality of an ecosystem and serve as a basis for the development of bio-inputs. This research aimed to analyze the onion bulb surface microbiome using a preliminary and descriptive metagenomic approach and to isolate microorganisms antagonistic to pathogens that cause bulb rot. Microbiome analysis revealed differences between the communities on the surface of onions when dried in a solar dryer (SS) and in the field under direct sunlight (SC). In the taxonomic profile of the solar dryer, the predominance of thermotolerant and pathogenic microorganisms may favor colonization by bacteria causing soft rot, while direct sunlight, combined with a more balanced community of saprophytes, pathogens, and biological control agents, reduces the presence of these bacteria. Of the 108 isolated strains, 3 bacteria were selected for their antagonism against *Pseudomonas* spp. and one against *Penicillium* spp., with values of 60.67%, 49.2%, 44.05%, and 24.72%, respectively. The selected bacteria were classified in the genus *Pseudomonas* and demonstrated potential for use as biological control agents in the post-harvest phase. According to our analysis, the study of the bulb microbiome is the first to be employed in the comparison between onion drying methods in tropical productions.

Keywords: bioinput; *Allium cepa* L.; microbiome; solar dryer; bioformulation.

1. INTRODUCCIÓN

La cebolla (*Allium cepa* L.) es una hortaliza de la familia Amaryllidaceae de gran valor económico. La producción

mundial anual se estima en aproximadamente $8,85 \times 10^7$ toneladas. Sin embargo, cerca del 30% de los bulbos se pierden durante el secado y el almacenamiento. En países

tropicales como Costa Rica, las pérdidas pueden alcanzar el 50%. Las causas de estas pérdidas son enfermedades postcosecha causadas por patógenos de los géneros *Erwinia* spp., *Burkholderia*, *Pseudomonas cepacia*, *Aspergillus* spp. y *Penicillium* spp. (YURGEL et al., 2018).

Para los agricultores de bajos ingresos en climas tropicales lluviosos (donde llueve todo el año, con solo unos pocos días secos), los secadores solares son la única tecnología disponible para secar los bulbos de cebolla en preparación para su almacenamiento. El clima generado en estos secadores, con alta humedad y temperatura, promueve el crecimiento de microorganismos que pudren los tejidos frescos de los bulbos de cebolla (MAUDE, 2018) e inhiben la acción de los controladores biológicos naturales. Por lo tanto, los agricultores aplican agroquímicos, algunos de los cuales son altamente persistentes y potencialmente peligrosos para la salud.

El control biológico de enfermedades postcosecha en hortalizas podría ser una alternativa interesante para mejorar la sostenibilidad de la producción de cebolla. Actualmente, se utilizan bacterias de los géneros *Bacillus* y *Pseudomonas*, levaduras y, en menor medida, hongos filamentosos para el control de enfermedades postcosecha (PARVEEN et al., 2016). Sin embargo, pocos bioproductos están disponibles en el mercado; han sido desarrollados para frutas y solo unos pocos para hortalizas (CARMONA et al., 2019).

Un enfoque razonable para el desarrollo de bioproductos postcosecha debería comenzar por explorar organismos nativos asociados a la planta en un agroecosistema específico y, preferiblemente, en estrecha interacción con sus órganos (MULLER et al., 2016; YADAV, 2020). El proceso de bioprospección de organismos utilizados para el control biológico no debe limitarse al aislamiento de especies individuales con capacidades específicas y deseadas, sino que también debe proporcionar información sobre la composición de las comunidades microbianas.

El estudio del microbioma permite identificar la microbiota asociada a un cultivo en un ecosistema y determinar su estructura y su funcionalidad. Esta nueva información podría ayudar a comprender cómo los microorganismos contribuyen al crecimiento de las plantas, a la tolerancia al estrés y a la resistencia a las enfermedades (BERG et al., 2016; ANZALONE et al., 2021). Sin embargo, esta información se ha utilizado en pocos casos relacionados con el biocontrol de enfermedades postcosecha (DUKARE, 2018; WISNIEWSKI et al., 2019).

En general, existe un vacío de información sobre el microbioma de la cebolla en condiciones climáticas tropicales. Existen pocas investigaciones sobre la composición y la funcionalidad de los microbiomas de los bulbos de cebolla, y mucho menos sobre cómo distintos sistemas de secado afectan a estos microbiomas (YURGEL et al., 2018; KUMAR et al., 2026). El desarrollo de tecnologías postcosecha para la protección de los bulbos de cebolla depende en gran medida de cerrar estos vacíos de conocimiento.

En este estudio, se analizó el microbioma de la superficie del bulbo de cebolla mediante un enfoque de metabarcoding preliminar y descriptivo para comprender la composición de la comunidad microbiana de la cebolla secada en secadores solares o en condiciones de sol directo y, simultáneamente, se buscaron microorganismos antagonistas frente a los patógenos causantes de la pudrición del bulbo, *Pseudomonas cepacia* y *Penicillium* spp.

2. METODOLOGÍA

2.1. Muestreo para aislamiento

Se establecieron dos condiciones experimentales: a) secado en secador solar; b) secado al sol en campo. Para cada condición experimental se tomaron 3 réplicas biológicas, cada una compuesta por 5 bulbos de cebolla. Cada réplica fue trasladada al laboratorio en una bolsa por separado. Luego, se almacenaron a -70 °C hasta su procesamiento para el aislamiento y el análisis de comunidades microbianas mediante metabarcoding.

2.2. Análisis de metabarcoding e identificación molecular de aislados prometedores

Se extrajo el ADN de la superficie de cada bulbo y se mezcló en cada réplica biológica utilizando una modificación del protocolo de GORTIKOV (2022), aumentando el tiempo de incubación en el buffer de extracción a 30 minutos antes de aplicar los siguientes pasos del protocolo. El ADN obtenido se almacenó a -70 °C para análisis posteriores. El ADN obtenido se analizó con un espectrofotómetro NanoDrop™ Lite, midiendo la relación 260/280 y seleccionando el ADN con una relación 260/280 entre 1,8 y 2,0. Al mismo tiempo, la integridad de estas muestras se verificó en un gel de agarosa al 1,5% (m/v) a 80 V durante 30 minutos.

Se extrajo ADN genómico de los microorganismos aislados que mostraron actividad antagonista frente a *Penicillium* spp. y *B. cepacia*. Para los aislados bacterianos, se utilizó el kit comercial Wizard® Genomic DNA Purification siguiendo el protocolo del fabricante. Para los aislados fúngicos, se utilizó la modificación descrita anteriormente. Se incluyó un control negativo, consistente en un tubo sin muestra, que se procesó en paralelo con las demás muestras. Este control se utilizó en una reacción de PCR con los primers universales para bacterias y hongos empleados en la secuenciación, a fin de confirmar la ausencia de amplificación y descartar la contaminación.

Se utilizó el equipo Applied Biosystems Veriti™ Thermal Cycler para la amplificación de todas las muestras. Con los aislados bacterianos, se amplificó la región variable V3 del ADNr 16S utilizando los cebadores 534R (5'-ATTACCGCGCGTGCTGG-3') y 341F (5'-CCTACGGGAGGCAGCAG-3') (PHOKA et al., 2020). Para los aislados de hongos, se utilizó la región ITS, con los cebadores ITS-1 (5'-TCCGTAGGTGAACCTGCG G-3') y ITS-4 (5'-TCCTCCGCTTATTGATATGC-3') (WHITE et al., 1990). El programa de amplificación por PCR incluyó una desnaturalización inicial a 95 °C durante 1 min, seguida de 30 ciclos de desnaturalización (95 °C, 1 min), alineamiento a 54 °C para V3-6S y a 55 °C para ITS (1 min), y extensión a 70 °C durante 3 min, con una extensión final a 72 °C durante 8 min.

Para estudiar la composición de la comunidad microbiana en cada muestra, se obtuvieron unidades taxonómicas operativas (OTU) mediante agrupamiento con un 97 % de identidad en las etiquetas efectivas de todas las muestras y, posteriormente, se identificaron.

Para la identificación molecular de los aislados prometedores, se enviaron secuencias a Psoimagen Inc., y los resultados se compararon con secuencias genéticas en la base de datos GenBank del Centro Nacional de Información Biotecnológica (NCBI) mediante la herramienta BLAST para la alineación. Finalmente, la plataforma Illumina NovaSeq 6000, con la librería Strategy, se utilizó para secuenciar

parcialmente el ITS y la región 16S. Las lecturas se anotaron utilizando el software Kraken 2.0 y las bases de referencia de la versión 2022 de Omicbox para el microbioma bacteriano y el servidor MG-RAST para el microbioma fúngico. Los valores estadísticos de los índices de diversidad se calcularon a partir de las tres réplicas biológicas de cada condición.

2.3. Aislamiento de microorganismos en cultivo puro

Se tomó un gramo de tejido de cada muestra y se maceró en 9,0 mL de agua destilada estéril. Se inoculó una alícuota (1.0 mL) y se esparció en una placa de Petri con 20 mL de medio Papa Dextrosa Agar (PDA) acidificado con ácido láctico al 2% (v/v) (10% i.a.) para el aislamiento de hongos y en medio Agar Nutritivo (NA) para el aislamiento de bacterias. Las placas de PDA acidificadas se incubaron durante 4 días a 27 °C y las de NA durante 2 días a 28 °C. Después de la incubación, las colonias se aislaron y se subcultivaron. A cada microorganismo aislado se le asignó un código de identificación.

2.4. Selección preliminar de bacterias y hongos

La morfología celular de las bacterias aisladas se examinó al microscopio óptico a 100X tras la tinción de Gram. Se eliminaron los aislados bacterianos gran positivos identificados con morfología cocácea debido a su alta probabilidad de ser especies patógenas (NITHYA; BABU, 2017). Las estructuras microscópicas de los hongos se observaron al microscopio óptico a 40X después de la tinción con azul de lactofenol. Los aislados fúngicos se clasificaron por género utilizando el manual de Barnett; Hunter (1998). Se eliminaron los géneros reportados como patógenos de la cebolla (MAUDE, 2006) y las duplicaciones de aislados según su morfología.

2.5. Ensayos de antagonismo *in vitro*

Se realizaron pruebas *in vitro* con los microorganismos aislados para evaluar su capacidad antagonica frente a *Penicillium* spp. o *B. cepacia*. Estos últimos aislados se tomaron de la colección de microorganismos del Centro de Investigación en Biotecnología (CIB) del Instituto Tecnológico de Costa Rica.

Estas pruebas se realizaron por triplicado. Se verificaron los supuestos estadísticos de normalidad, homocedasticidad e independencia a partir de los datos obtenidos. Una vez comprobados los datos, se realizó un análisis de varianza, seguido del test de comparaciones de LSD de Fisher ($p < 0.005$).

2.6. Antagonismo de hongos filamentosos y de bacterias frente a *B. cepacia*

Se utilizó el método de inhibición del crecimiento diferido para evaluar la actividad antagonica bacteriana frente a *B. cepacia*. Se preparó un inóculo bacteriano antagonico incubando los cultivos en caldo nutritivo a 24 °C durante 24 h. Se colocaron 25 µL de una dilución de antagonistas (DO₆₀₀ de 0.3) en el centro de una placa de Petri con AN. Se dejaron secar durante 40 minutos en una cabina de flujo laminar y se incubaron durante 24 horas a 27 °C. Luego, utilizando un pulverizador calibrado, se roció un cultivo líquido de *B. cepacia* (DO₆₀₀ de 0.3) dos veces sobre las placas, dejando secar durante 10 minutos e incubando a 27 °C durante 48 horas. Se realizaron 3 réplicas biológicas para cada aislamiento bacteriano. El control utilizado fue agua estéril. Se midieron los halos de inhibición con un calibrador electrónico desde el

borde de la colonia central de la bacteria candidata hasta el borde del crecimiento de *B. cepacia*. La DO₆₀₀ de 0.3 fue equivalente a $1,0 \times 10^7$ U.F.C./mL de cultivo bacteriano. La viabilidad de cada cepa se probó previamente inoculando el mismo medio de cultivo mediante aspersión. El mismo procedimiento se llevó a cabo para los aislados fúngicos, pero utilizando una solución de esporas de 1.0×10^7 conidios/mL del antagonista y se incubó durante nueve días a 27 °C. Al final de las pruebas, se calculó el porcentaje de inhibición (PI) según la fórmula de MORAN (2016).

2.7. Antagonismo de hongos filamentosos y bacterias frente a *Penicillium* spp.

Las pruebas de actividad antagonica de bacterias frente a *Penicillium* spp. se realizaron siguiendo el método de inhibición del crecimiento diferido descrito anteriormente, pero utilizando 25 µL de una solución de conidios de *Penicillium* spp. (1.0×10^7 conidios/mL) como patógeno. Se utilizó un método de cultivo dual modificado, descrito por ASTORGA (2014), para evaluar los hongos filamentosos. Se colocó una alícuota de 50 µL de una solución de *Penicillium* spp. a 1,5 cm del borde de la placa y, en el extremo opuesto, a la misma distancia del borde, 50 µL de una solución de esporas del hongo aislado, ambas soluciones con 1.0×10^7 conidios/mL. Se realizaron 3 réplicas biológicas para cada aislamiento bacteriano. El control utilizado fue agua estéril. La viabilidad de cada cepa se probó previamente en medio de agar papa dextrosa. Todas las pruebas se incubaron a 27 °C durante 9 días. Después de este tiempo, se midió el porcentaje de inhibición del crecimiento radial (PICR) según la fórmula de ASTORGA (2014).

3. RESULTADOS

3.1. Análisis metabarcoding

3.1.1. Bacterias

Se obtuvieron un total de 336.968 lecturas de las muestras de ADN bacteriano. De ellas, en la muestra SS se identificaron el 99,5% de las lecturas, correspondientes a 401 especies, y en la muestra SC, el 99,3%, correspondientes a 325 especies. Se calcularon tres índices de α -diversidad a partir de las abundancias relativas de las especies detectadas. Como se muestra en la Tabla 1, los índices de diversidad alfa mostraron valores diferentes entre las muestras SC y SS, y la prueba T entre los valores de cada índice permitió detectar diferencias estadísticamente significativas entre los resultados obtenidos para los índices de Shannon y Simpson, pero no para el índice de Chao1.

Tabla 1. Índices de diversidad alfa de las muestras bacterianas, así como los valores p calculados para comparar variables.

Table 1. Alpha diversity indices of bacterial samples, as well as the p-values calculated for the comparison of variables.

Sample	Shannon	Simpson	Chao1
SC	5.869	0.966	380.312
SS	6.163	0.965	458.109
p	0.0156	0.0003	0.0589

Los géneros con mayor abundancia relativa en la muestra SC, en comparación con la muestra SS, son *Porphyromonas*, *Fusobacterium*, *Peptoniphilus*, *Johnsonella*, *Pantoea*, *Solobacterium* y *Moxarella*. En la muestra SS, los géneros *Pseudomonas*, *Porphyromonas*, *Erwinia* y *Streptococcus* se encontraron en mayor proporción que en la muestra SC, mientras que los géneros

Alistipes y *Ruminococcus* se observaron únicamente en la muestra SS (Figura 1). Se observaron diferencias significativas en los índices de Shannon y Simpson, lo que sugiere variaciones en la estructura de abundancia entre los tratamientos, aunque no necesariamente en la riqueza total.

3.1.2. Hongos

Se obtuvieron un total de 262.355 lecturas en el análisis de metabarcoding de ADN fúngico y el 100% de ellas se identificaron en ambas muestras. De las lecturas, se identificaron 77 especies en la muestra SS y 83 en la muestra SC. Como se muestra en la Tabla 2, los índices de Shannon y Simpson indican una diversidad ligeramente mayor en SC, con diferencias estadísticamente significativas ($p < 0.05$), lo que sugiere que la comunidad fúngica en SC es más diversa que en SS. Este resultado se refuerza con el análisis de Chao, que estima que la riqueza de especies también es mayor en SC (28 vs. 25), aunque la diferencia no es estadísticamente significativa ($p = 0.0870$).

Tabla 2. Índices de diversidad alfa para muestras fúngicas, así como el valor p de la prueba t de Student.

Table 2. Alpha diversity indices for fungal samples, as well as the p-value of a Student's t-test.

Muestra	Shannon	Simpson	Chao1
SS	2.762	0.899	25
SC	2.770	0.902	28
p	0.0193	0.0489	0.0870

Los índices de Shannon y Simpson mostraron diferencias significativas entre las muestras, lo que sugiere variaciones entre las condiciones evaluadas, aunque no en la riqueza total. En el análisis de abundancia relativa por género (figura 2), se detectaron géneros de importancia agrícola y responsables de la pudrición, como *Fusarium*, *Cladosporium*, *Stemphylium*, *Plectosphaerella*, *Aspergillus*, *Penicillium* y *Alternaria*, entre otros. La muestra SC mostró la mayor abundancia relativa del género *Fusarium*, mientras que *Aspergillus* y *Cladosporium* fueron más abundantes en la muestra SS.

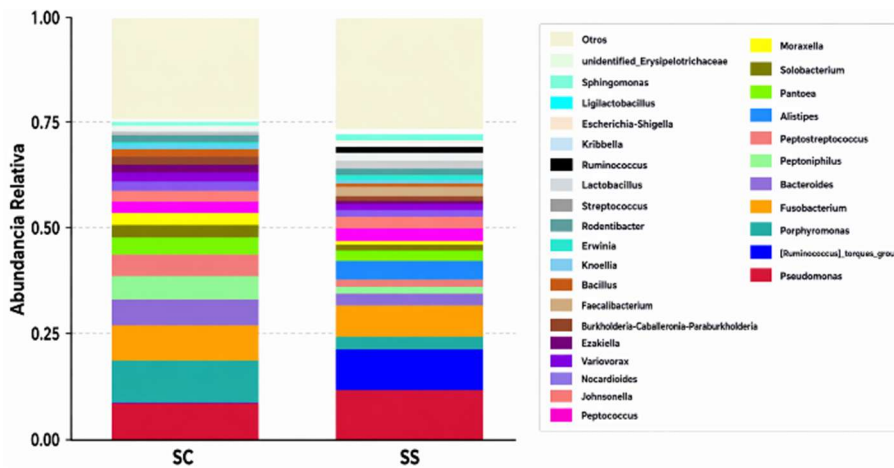


Figura 1. Abundancia relativa de los 30 principales géneros en el metabarcoding de bacterias de la muestra de campo (SC) y de la del secador solar (SS).

Figure 1. Relative abundance of the 30 main genera in the metabarcoding of bacteria from the field sample (SC) and from the solar dryer (SS).

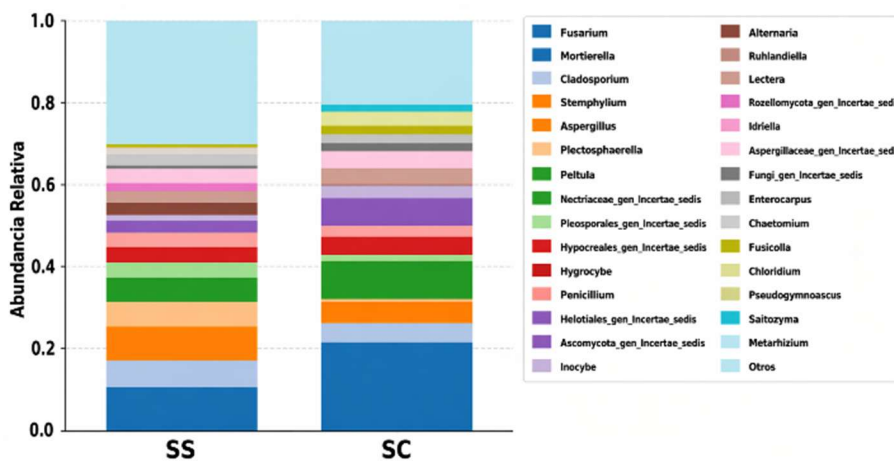


Figura 2. Abundancia relativa de los 30 principales géneros del metabarcoding fúngico, muestreada en campo (SC) y en secador solar (SS).

Figure 2. Relative abundance of the top 30 genera of fungal metabarcoding, sampled in the field (SC) and in a solar dryer (SS).

3.2. Aislados de bulbos de cebolla en campo e invernadero

Se obtuvieron ciento ochenta aislados, cincuenta y dos de cebollas secadas en campo y cincuenta y seis del secador solar. Cuarenta y dos bacterias y sesenta y seis hongos. Las pruebas bioquímicas y las características microscópicas

permitieron identificar veintidós morfotipos bacterianos. Tras la eliminación de los cocos grampositivos debido a restricciones del laboratorio en el que se realizaron los ensayos, se utilizaron 20 aislados en ensayos de antagonismo. Luego de la eliminación de patógenos de plantas, los hongos se agruparon en tres grandes grupos: levaduras y hongos

similares a *Trichoderma* y *Penicillium*. Finalmente, cuarenta y un aislados fúngicos se codificaron y se conservaron para ensayos de antibiosis.

3.3. Ensayo de antagonismo in vitro: bacterias y hongos frente a cepas patógenas de *B. cepacia* y de *Penicillium* spp.

Los aislados que no presentaron antagonismo frente a *Penicillium* spp. y *B. cepacia*. fueron excluidos de la Tabla 3. La bacteria A1 presentó la mayor inhibición frente a *Penicillium* spp. entre todos los aislados bacterianos y un efecto menor pero significativo sobre el crecimiento de *B. cepacia*. Todas las demás bacterias presentaron valores inferiores al 40% de inhibición frente a *Penicillium*. Algunos aislados de bacterias (A3, A4, A11) presentaron altos valores de inhibición frente a *Pseudomonas* (60.67%, 49.2%, 44.05%), pero no tuvieron efecto sobre *Penicillium*. Todos los demás aislados presentaron menos del 40% de inhibición.

Tabla 3. Antagonismos de aislados bacterianos frente a *Penicillium* y *B. cepacia*.

Table 3. Antagonisms of bacterial isolates against *Penicillium* and *B. cepacia*.

Aislamiento	<i>Penicillium</i> sp (% inhibición)	<i>Pseudomonas</i> spp. (% inhibición)
A1	49,00±9,67 a*	36,3 ± 5,48 b,c,d*
A2	38,12 ± 2,82 b*	35,26 ± 8,62 c,d*
A3	0,00±0	60,67 ± 4,81 a*
A4	0,00±0	49,20 ± 4,59 a,b*
A11	0,00±0	44,05 ± 6,89 b,c*
A12	25,77 ± 2,86 c,d*	28,07 ± 5,48 d*
B1	22,87 ± 6,56 d*	30,91 ± 5,71 d*
B5	34,39 ± 9,90 b,c*	28,20 ± 11,56 d*
B6	34,17 ± 5,20 b,c*	35,44 ± 12,74 c,d*
B7	30,97 ± 4,30 b,c,d*	32,66 ± 6,00 c,d*

* Significativamente diferente según la prueba LSD de Fisher (p<0.005).

* Significantly different according to Fisher's LSD test (p<0.005).

Los antagonismos de los aislados fúngicos se muestran en la Tabla 4. Ninguna levadura ni los aislados filamentosos D8 y D9 inhibieron *B. cepacea*. y *Penicillium* spp.; por lo tanto, fueron excluidos de la Tabla 4.

El aislado D10 presentó la inhibición más significativa frente a *Penicillium* spp. (24,72%), pero el porcentaje es inferior al esperado para un hongo antagónico prometedor. C22, C23, C24 y, nuevamente, D10 mostraron diferencias significativas en la inhibición de *B. cepacea* en comparación con los demás aislados fúngicos. Aunque C24 presentó el valor más alto (37,66%) frente a *Burkholderia*, este aislado no afectó a *Penicillium*.

3.4. Identificación molecular

Se identificó molecularmente a los organismos con mayor potencial antagónico: diez bacterias y un hongo. Todos los aislados bacterianos (A1, A2, A3, A4, A11, A12, B1, B5, B6 y B7) se identificaron como pertenecientes al género *Pseudomonas*, pero no fue posible asignarles un nombre de especie con los imprimadores universales. Para los aislados fúngicos, D10 se identificó como *Trichoderma asperelloides* (OP820524) con un porcentaje de similitud del 98,50%.

4. DISCUSIÓN

Los agentes de biocontrol microbiano han demostrado ser una alternativa a los plaguicidas sintéticos para controlar la pudrición postcosecha de frutas y hortalizas. El uso de

microorganismos antagonistas es una tecnología prometedor. Algunos productos basados en organismos antagonistas ya están en el mercado, por ejemplo, Biosave® (*Pseudomonas syringae*, Jet harvest solutions, USA), Shemer® (*Metschnikowia fructicola*, Bayer Crop Science, AG), Candifruit® (*Candida sake CPA-1*, Spicam-Inagra, España), Pantovital® (*Pantoea agglomerans*, Biodurcal S.L., España), Serenade® (*Bacillus subtilis*, AgraQuest, USA) y Boniproduct® (*Aureobasidium pullulans*, Bio-protect, Alemania), Aspire® (*Candida oleophila*, Ecogen, Langhorne, PA, US), YieldPlus (*Cryptococcus albidus*, Lallemand, Montreal, Canadá), (MANSO; NUNES, 2011).

Tabla 4. Antagonismos de aislados de hongos frente a patógenos de *Penicillium* spp. y *B. cepacea*.

Table 4. Antagonisms of fungal isolates against pathogens of *Penicillium* spp. and *B. cepacea*.

Aislamiento	<i>Penicillium</i> spp. (% inhibición)	<i>B. cepacea</i> (% inhibición)
C1	3,70 ± 6,42 f*	25,55 ± 8,27 b*
C2	16,67 ± 50,92 b*	0,00 ± 0,00
C3	7,87 ± 6,85 e*	0,00 ± 0,00
C4	5,56 ± 8,92 e*	0,00 ± 0,00
C5	5,77 ± 5,89 e*	0,00 ± 0,00
C6	3,51 ± 11,70 f*	0,00 ± 0,00
C7	10,00 ± 0,00 d*	9,70 ± 4,43 e*
C8	5,41 ± 0,21 e*	19,14 ± 4,20 c*
C9	10,00 ± 10,00 d*	20,37 ± 6,59 c*
C10	17,50 ± 4,33 b*	10,65 ± 4,34 e*
C11	20,00 ± 4,33 a*	0,00 ± 0,00
C12	10,83 ± 1,44 d*	0,00 ± 0,00
C13	9,12 ± 2,55 d*	0,00 ± 0,00
C14	6,67 ± 5,77 e*	7,35 ± 3,19 e*
C15	14,17 ± 5,20 c*	0,00 ± 0,00
C16	12,08 ± 7,11 c*	0,00 ± 0,00
C17	0,00 ± 0,00	19,87 ± 4,53 c*
C18	7,87 ± 6,85 e*	0,00 ± 0,00
C19	11,81 ± 6,85 cd*	23,91 ± 4,74 b*
C20	12,50 ± 52,04 c*	0,00 ± 0,00
C21	17,59 ± 6,99 b*	0,00 ± 0,00
C22	21,67 ± 0,00 a*	31,88 ± 11,22 a*
C23	20,34 ± 3,21 a*	30,62 ± 6,75 a*
C24	0,00±0**	37,66 ± 2,38 a*
D1	18,58 ± 7,46 b*	0,00 ± 0,00
D2	19,25 ± 4,17 a*	0,00 ± 0,00
D3	11,11 ± 0,00 cd*	0,00 ± 0,00
D4	8,33 ± 3,21 d*	0,00 ± 0,00
D5	3,70 ± 3,21 f*	0,00 ± 0,00
D6	12,96 ± 8,49 c*	0,00 ± 0,00
D7	9,95 ± 3,28 d*	15,41 ± 4,46 d*
D10	24,72 ± 7,35 a*	32,50 ± 7,70 a*

* Significativamente diferente según la prueba LSD de Fisher (p<0.005).

* Significantly different according to Fisher's LSD test (p<0.005).

Sin embargo, los agentes de biocontrol disponibles contra enfermedades postcosecha en hortalizas son pocos y, en la cebolla, en la etapa postcosecha, aún menos. Actualmente, solo hay informes del uso de tres hongos: *Trichoderma harzianum* y *T. viride*, para controlar *Botrytis alli* y el uso de *Penicillium* spp. para controlar *Aspergillus niger*; KHOLKHAR et al. (2013), KUMAR et al. (2015), SANTIAGO et al. (2018) y DROBY et al. (2016) exponen que el menor éxito de los bioproductos podría deberse a la inconsistencia de su eficacia en comparación con los agroquímicos y a aspectos relacionados con el desarrollo del producto.

Recientemente, algunos autores han postulado que el análisis del microbioma de las plantas ofrece información valiosa para el desarrollo de formulaciones de

microorganismos destinadas al control de enfermedades postcosecha (MORAN et al., 2016; WISNIEWSKI, 2019; SARE et al., 2021; ZHANG, 2021). Proponen un cambio de paradigma basado en el análisis de la estructura y la funcionalidad de la comunidad microbiana que se desarrolla en los tejidos vegetales, y no solo en el aislamiento de microorganismos antagonistas sin conocer la dinámica de las comunidades.

En este estudio se realizó un análisis descriptivo de metabarcoding de bulbos secados en condiciones de campo y mediante un secador solar. En países tropicales como Costa Rica, en particular en Centroamérica, el secado de la cebolla se realiza mediante secadores solares. Estos sistemas son estructuras de madera o metal cubiertas con plástico, en las que se colocan los bulbos y, mediante el calor solar, se realiza un proceso de deshidratación en un ambiente de alta humedad relativa. Esto reduce el tiempo de secado, pero favorece la proliferación de hongos y bacterias saprofitas.

Los resultados del índice de Shannon sugieren que las comunidades bacterianas presentaron alta diversidad, con mayor diversidad en la muestra SS (índice superior a 6,0) que en la muestra SC (índice de aproximadamente 5,75). Según MEDRANO (2017), este índice refleja la heterogeneidad de una comunidad. La alta diversidad observada puede respaldarse con los resultados mostrados en la Figura 1, en la que se evidencia una estructura altamente heterogénea entre los 30 géneros detectados.

La mayor diversidad encontrada en la muestra SS, en comparación con SC, se atribuye a las temperaturas dentro de la carpa de secado, que promedian entre 35 y 45 °C, y a las condiciones de humedad (99% H.R.), que son más altas que las de las secadas al aire libre. Estas condiciones favorecen el crecimiento de un mayor número de especies bacterianas (SLININGER et al., 2003).

Los resultados obtenidos para los hongos sugieren diferencias en la diversidad alfa de las comunidades fúngicas entre las muestras SS y SC. Los índices de diversidad de Shannon y Simpson fueron significativamente más altos en SC ($p = 0,0193$ y $p = 0,0489$, respectivamente), ya que las condiciones del secador favorecen la presencia de hongos capaces de tolerar altas temperaturas y una alta humedad relativa (GAO et al., 2022). Por otro lado, aunque el índice de riqueza estimado Chao1 también fue mayor en SC (28 vs. 25), la diferencia no alcanzó la significancia estadística ($p = 0,0870$). Esto sugiere que, aunque la riqueza de especies tiende a ser mayor en SC, la variabilidad entre muestras no fue suficiente para detectar una diferencia robusta con este estimador.

Los resultados preliminares mostraron que las comunidades fúngicas presentan una baja diversidad, con valores del índice de Shannon inferiores a 3 en ambas muestras. La comparación de los índices de Simpson y Shannon sugiere una diversidad y una equidad ligeramente mayores en las comunidades fúngicas de la muestra SC que en la SS.

El índice Chao 1 se utilizó como indicador no paramétrico basado en el número de especies raras en la muestra. Muchas especies están representadas por solo unos pocos individuos en una muestra (especies raras), en comparación con las especies comunes, que pueden estar representadas por numerosos individuos. Según este criterio, los resultados bacterianos sugieren que la muestra SS contiene más especies raras que la SC. Por el contrario, en el análisis de metabarcoding fúngico se observaron más

especies raras en la SC. Este hallazgo es consistente con los resultados obtenidos tanto del índice de Shannon como del de Simpson.

En la muestra tomada de SC, los géneros más abundantes fueron *Fusobacterium*, *Peptoniphilus*, *Johnsonella*, *Pantoea*, *Solobacterium* y *Moraxella*. La presencia de estos géneros puede estar fuertemente influida por las condiciones climáticas, ya que están sujetos al estancamiento del agua de lluvia, como el observado en el sitio de muestreo, lo que favorece condiciones anaerobias entre los bulbos y el crecimiento de estos géneros (BOSCH SERRA; CURRAH, 2002). *Peptoniphilus* es un género de bacterias anaerobias de forma cocos, caracterizado por fermentar alimentos ricos en azufre, como las cebollas, lo que genera olores desagradables derivados de la degradación de tejidos (LIANG et al., 2024).

El género *Johnsonella* indica condiciones altamente anaerobias, ya que es estrictamente anaerobio (WILLEMS; COLLINS, 2015). Si bien los géneros bacterianos *Porphyromonas*, *Fusobacterium*, *Peptoniphilus*, *Johnsonella*, *Alistipes* y *Ruminococcus* están comúnmente asociados a la biota digestiva de animales, su presencia puede deberse a una contaminación del bulbo precosecha que se mantuvo tras la cosecha. Estudios en cebolla han demostrado la capacidad de algunas especies de bacterias, como *Escherichia coli*, *Enterococcus faecium* y *Salmonella enterica*, inoculadas en bulbos, para sobrevivir al proceso de cosecha y persistir durante el secado, modificando la microbiota de la superficie del bulbo (ISLAM et al., 2005; XIE et al., 2023).

El género *Pseudomonas* fue el más abundante en la muestra SS. Este género incluye especies como *P. aeruginosa* y *P. allii*, bacterias capaces de causar pudrición del bulbo de cebolla. Adicionalmente, se consideran bacterias ubicuas con alta adaptabilidad debido a su capacidad para formar biopelículas en condiciones ambientales presentes en la carpa de secado, como altas temperaturas y alta humedad (SAWADA et al., 2020; CENDRA GASCÓN et al., 2021). El género *Erwinia* también se detectó, que incluye especies fitopatógenas responsables de pudriciones de la cebolla, como *E. carotovora* (KHANAL, 2023).

El análisis de la abundancia relativa por género de hongos en ambas muestras indica que *Fusarium* presenta la mayor abundancia relativa (Figura 2). Se caracteriza como un género patógeno cosmopolita y como un agente causal bien conocido de la pudrición del bulbo de cebolla (KALMAN et al., 2020; LURWANU et al., 2025). Además, en postcosecha, junto con *Fusarium* spp., afectan la calidad y la seguridad del producto, ya que estos géneros producen micotoxinas peligrosas para los humanos (GUO, 2021; KARA; SOYLU, 2023).

Otros géneros de importancia agrícola y responsables de pudriciones, como *Cladosporium*, *Stemphylium*, *Plectosphaerella*, *Aspergillus*, *Penicillium* y *Alternaria*, también estuvieron presentes. *Cladosporium* se considera saprófito y ubicuo debido a su alta esporulación y dispersión, lo que lo hace común en múltiples sustratos (JORDAN, 1987). Los géneros *Aspergillus*, *Penicillium* y *Alternaria* son de gran importancia agrícola en el cultivo de cebolla, ya que causan enfermedades tanto en campo como en postcosecha, lo que genera pérdidas económicas significativas debido al deterioro del bulbo.

Las especies dominantes encontradas fueron las bacterias *Porphyromonas asaccharolytica*, *Solobacterium moorei*, *Moraxella bovoculi*, *Bacteroides helcogenes* y *Pseudomonas aeruginosa* en el secado al campo, mientras que en el secador solar fue

Solobacterium moorei. En el caso de los hongos, en ambas condiciones, fue *Fusarium oxysporum*.

Los datos de diversidad y estructura del microbioma sugieren que las diferencias entre SC y SS se deben a la abundante comunidad de saprófitos y organismos ubicuos establecidos en SC y a la predominancia de patógenos termotolerantes en SS. En el primer caso, es más probable encontrar organismos de control biológico y antagonistas en la comunidad SC. En SS, la predominancia de patógenos se traduce en una mayor presión de enfermedad. La presencia de hongos patógenos, capaces de causar heridas y penetrar el tejido radicular del bulbo, deja la planta expuesta al ataque de bacterias patógenas como *Erwinia*, *Pseudomonas* y *Burkholderia*, que causan pudrición del bulbo.

Los resultados tanto del análisis de metabarcoding, si bien no pueden ser utilizados para afirmaciones categóricas, sugieren ciertos comportamientos ecológicos basados en lo reportando de los géneros en la literatura

La temperatura, la disponibilidad o ausencia de oxígeno y la humedad son algunos de los principales factores que determinan la estructura de las comunidades biológicas (WANI et al., 2022; GUPTA et al., 2025). Son tan importantes que determinan la supervivencia de determinadas especies, convirtiéndose en un motor de la evolución de los microorganismos, de modo que se favorecen aquellos que presentan modificaciones que les permitan sobrevivir a condiciones particulares (FENCHEL; FINLAY, 2008; NIU et al., 2024).

Los diferentes factores ambientales y físicos, así como las características nutritivas y de composición de un determinado sustrato, modulan la estructura y el funcionamiento de los microbiomas mediante fenómenos de competencia y colaboración (MA et al., 2022).

La interpretación de los datos metagenómicos permite proponer que, para mejorar la eficacia de cualquier organismo biocontrolador que se vaya a formular para uso en la etapa postcosecha, este debe tener una buena tolerancia a la alta humedad y la temperatura, de preferencia con estructuras celulares adaptadas a la supervivencia. Los candidatos deberán poseer adaptaciones para soportar condiciones de anaerobiosis y metabolitos de rápida degradación, a fin de garantizar su rápido crecimiento y la detoxificación de compuestos o toxinas del metabolismo de los organismos competidores.

A través del proceso de aislamiento y del análisis de metabarcoding, se esperaba aislar organismos de los géneros antagonistas más representados. En el caso de las bacterias, se esperaban las especies de los géneros *Pseudomonas*, *Pantoea* y *Bacillus*. Esto se consiguió al identificar 10 aislados del género *Pseudomonas* entre los 42 aislados bacterianos obtenidos inicialmente. En el caso de los hongos, se esperaban aislamientos de los géneros *Trichoderma* (Hypocrea), *Penicillium* y *Aspergillus*. De los 66 aislados obtenidos, 21 correspondieron a hongos del género *Penicillium* y 7 al género *Trichoderma*.

Los organismos benéficos relevantes presentes en el análisis de metabarcoding fueron los que se aislaron mayoritariamente durante el proceso de aislamiento: *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Trichoderma* y *Penicillium*. Y estos son organismos ampliamente conocidos por sus funciones de control biológico y bioestimulación en diferentes agroecosistemas y plantas.

El aislado bacteriano A1 (identificado como *Pseudomonas* spp.) mostró la mayor inhibición frente a la cepa patógena de

Burkholderia. La alta capacidad inhibitoria del género podría darle una ventaja competitiva frente a otras especies al establecerse en la superficie de los bulbos. Varios estudios han reportado a *Pseudomonas* como un género adecuado para el control biológico de enfermedades postcosecha. *P. fluorescens* ha sido estudiado por sus metabolitos, muchos de los cuales han mostrado un potente efecto inhibitorio (WANG et al., 2018; WALLACE, 2018).

Algunas bacterias del género *Pseudomonas* han demostrado ser eficaces en pruebas de laboratorio para controlar enfermedades postcosecha en hortalizas y frutas (YAPI et al., 2021; SHARMA et al., 2012; WANG et al., 2021). Incluso algunos productos comerciales ya incluyen este microorganismo como ingrediente activo (AIELLO et al., 2019). Los resultados obtenidos en este estudio indican que algunas cepas de *Pseudomonas* spp. tienen un efecto protector sobre los bulbos de cebolla frente a la pudrición causada por *Penicillium* spp. Este microorganismo es prometedor para el desarrollo de bioproductos comerciales.

Aislamientos de *Pseudomonas* con estas características tendrían ventajas para la formulación de un bioinsumo desde el punto de vista de su producción masiva y eficiente. El hecho de que pueda crecer abundantemente a temperaturas superiores a 40 °C favorecería su cultivo puro en reactores, así como las labores de aislamiento y purificación celulares y su formulación final.

El aislado D10 fue identificado como *Trichoderma asperelloides*, un hongo cosmopolita y endofítico rizosférico, presente en muchos agroecosistemas y considerado una especie críptica de *T. asperellum* (GORTIKOV et al., 2022). Además, se utiliza en el control biológico como inductor de la resistencia sistémica, productor de reguladores del crecimiento vegetal y como hongo antagonista (PHOKA et al., 2020).

Analizar el microbioma de un tejido vegetal puede simplificar la búsqueda de potenciales organismos de control biológico. En este caso, se utilizaron medios de cultivo de aislamiento de propósito general y se obtuvieron algunas especies esperadas, pero una vez identificada la especie deseada en el análisis metagenómico, la búsqueda puede dirigirse a medios de cultivo específicos o de aislamiento selectivo (ZHANG et al., 2021; de MEDEIROS et al., 2021).

5. CONCLUSIONES

La revisión de la literatura científica nos permite corroborar que este es el primer estudio que emplea el análisis del microbioma de la cebolla como método para comparar los tratamientos de secado de los bulbos en países de clima tropical.

El metabarcoding de la muestra de secador solar mostró indicios de que difiere de la de una comunidad establecida en la superficie de hortalizas recién cosechadas. El análisis metabarcoding realizado en bulbos de cebolla sugiere que, en un ambiente de secado en el campo, existe una gran diversidad de poblaciones de organismos saprofitos, patógenos y antagonistas. Esta diversidad sugiere una comunidad más equilibrada, en la que los patógenos son regulados por controladores biológicos y por organismos saprofitos. Pero en un secador solar se observaron poblaciones de patógenos termotolerantes, así como de degradadores de celulosa y pectina, capaces de causar pudrición en tejidos blandos. La abundancia de hongos causantes de heridas detectados sugiere un aumento de las

oportunidades para que las bacterias de la pudrición blanda se establezcan en los tejidos de los bulbos de cebolla.

Cabe destacar que, para confirmar la presencia y la función de estos taxones, se requerirían pruebas de validación adicionales, como la PCR específica, los métodos de cultivo o los análisis metagenómicos o funcionales. Sin embargo, estos resultados son preliminares y no permiten inferir cambios en la composición comunitaria, lo cual requeriría análisis de diversidad beta, así como de ecología funcional.

A partir de la superficie de la cebolla, fue posible aislar organismos prometedores para el control biológico de la pudrición, en particular, hongos del género *Trichoderma* y bacterias como *Pseudomonas*. *Pseudomonas* tiene un gran potencial para el control biológico de las pudriciones en la etapa postcosecha, debido a su diversidad, su predominio y sus resultados en ensayos de inhibición *in vitro*. Si consideramos que en un secador solar la alta humedad y la temperatura son condiciones normales, un organismo termotolerante como *Pseudomonas* sería un candidato adecuado para el control biológico en este sistema y, tras más evaluaciones, podría utilizarse para producir un insumo para la postcosecha. El siguiente paso será analizar la diversidad de *Pseudomonas* e identificar las especies y los aislados para comenzar a desarrollar prototipos de bioinsumos.

6. REFERENCES

AIELLO, D.; RESTUCCIA, C.; STEFANI, E.; VITALE, A.; CIRVILLERI, G. Postharvest biocontrol ability of *Pseudomonas synxantha* against *Monilinia fructicola* and *Monilinia fructigena* on stone fruit. **Postharvest Biology and Technology**, v. 149, p. 83-89, 2019. <https://doi.org/10.1016/j.postharvbio.2018.11.020>

ANZALONE, A.; DI GUARDO, M.; BELLA, P.; GHADAMGAHI, F.; DIMARIA, G.; ZAGO, R.; CIRVILLERI, G.; CATARA, V. Bioprospecting of beneficial bacteria traits associated with tomato root in greenhouse environment reveals that sampling sites impact more than the root compartment. **Frontiers in Plant Science**, v. 12, e637582, 2021. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.637582>

ASTORGA-QUIRÓS, K.; MENESES-MONTERO, K.; ZÚÑIGA-VEGA, C.; BRENES-MADRIZ, J.; RIVERA-MÉNDEZ, W. Evaluation of antagonism of *Trichoderma* sp. and *Bacillus subtilis* against three garlic pathogens. **Revista Tecnología en Marcha**, v. 27, n. 2, e02, 2014. <https://doi.org/10.18845/tm.v27i2.1929>

BARNETT, H. L.; HUNTER, B. B. **Illustrated genera of imperfect fungi**. 4. ed. St. Paul: American Phytopathology Society Press, 1998. 240p.

BERG, G.; RYBAKOVA, D.; GRUBE, M.; KÖBERL, M. The plant microbiome explored: implications for experimental botany. **Journal of Experimental Botany**, v. 67, n. 4, p. 995-1002, 2016. <https://doi.org/10.1093/jxb/erv466>

BOSCH SERRA, A. D.; CURRAH, L. Agronomy of onions. In: RABINOWITCH, H. D.; CURRAH, L. (Ed.). **Allium crop science: recent advances**. Wallingford, UK: CABI Publishing, 2002. p. 187-232.

CARMONA, S.; REYES, J. J.; CHIQUITO, R. G.; RINCÓN, G.; CERDAN, C. R.; HERNÁNDEZ, L. G. Biocontrol of postharvest fruit fungal diseases by bacterial antagonists: a review. **Agronomy**, v. 9, n. 3, e121, 2019. <https://doi.org/10.3390/agronomy9030121>

CENDRA GASCÓN, M. del M.; TORRENTS SERRA, E. *Pseudomonas aeruginosa* biofilms and their partners in crime. **Biotechnology Advances**, v. 49, p. 1-15, 2021. <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2021.107734>

DE MEDEIROS AZEVEDO, T.; ABURJAILE, F. F.; FERREIRA-NETO, J. R. C.; PANDOLFI, V.; BENKO-ISEPPON, A. M. The endophytome (plant-associated microbiome): methodological approaches, biological aspects, and biotech applications. **World Journal of Microbiology and Biotechnology**, v. 37, n. 12, p. 206, 2021.

DROBY, S.; WISNIEWSKI, M.; TEIXIDÓ, N.; SPADARO, D.; JIJAKLI, M. H. The science, development, and commercialization of postharvest biocontrol products. **Postharvest Biology and Technology**, v. 122, p. 22-29, 2016. <https://doi.org/10.1016/j.postharvbio.2016.04.006>

DUKARE, A. S.; PAUL, S.; NAMBI, V. E.; GUPTA, R. K.; SINGH, R.; SHARMA, K.; VISHWAKARMA, R. K. Exploitation of microbial antagonists for the control of postharvest diseases of fruits: a review. **Critical Reviews in Food Science and Nutrition**, v. 59, n. 9, p. 1498-1513, 2018. <https://doi.org/10.1080/10408398.2017.1417235>

FENCHEL, T.; FINLAY, B. Oxygen and the spatial structure of microbial communities. **Biological Reviews**, v. 83, n. 4, p. 553-569, 2008. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2008.00054.x>

GAO, C.; ZHANG, Y.; LI, H.; GAO, Q.; CHENG, Y.; OGUNYEMI, S. O.; GUAN, J. Fruit bagging reduces the postharvest decay and alters the diversity of fruit surface fungal community in 'Yali' pear. **BMC Microbiology**, v. 22, n. 1, p. 239, 2022. <https://doi.org/10.1186/s12866-022-02653-4>

GORTIKOV, M.; WANG, Z.; STEINDORFF, A. S.; GRIGORIEV, I. V.; DRUZHININA, I. S.; TOWNSEND, J. P.; YARDEN, O. Sequencing and analysis of the entire genome of the mycoparasitic bioeffector fungus *Trichoderma asperelloides* strain T203 (Hypocreales). **Microbiology Resource Announcements**, v. 11, n. 2, e00995-21, 2022. <https://doi.org/10.1128/mra.00995-21>

GUO, W.; YANG, J.; NIU, X.; TANGNI, E. K.; ZHAO, Z.; HAN, Z. A reliable and accurate UHPLC-MS/MS method for screening of Aspergillus, Penicillium, and Alternaria mycotoxins in orange, grape, and apple juices. **Analytical Methods**, v. 13, n. 2, p. 192-201, 2021. <https://doi.org/10.1039/D0AY01787F>

GUPTA, C.; KHANDELWAL, B.; BYAHUT, A.; SINGH, V. Adapting to anaerobiosis physiology and molecular responses. In: REKADWAD, B. N. (Ed.). **Anaerobes and methanogens**. CRC Press, 2025. p. 35-53.

ISLAM, M.; DOYLE, M. P.; PHATAK, S. C.; MILLNER, P.; JIANG, X. Survival of *Escherichia coli* O157:H7 in soil and on carrots and onions grown in fields treated with contaminated manure composts or irrigation water. **Food Microbiology**, v. 22, n. 1, p. 63-70, 2005. <https://doi.org/10.1016/j.fm.2004.04.007>

JORDAN, M. M.; MAUDE, R. B.; BURCHILL, R. T. Investigation of the host ranges of the leaf blotch pathogens of onion (*Cladosporium allii-cepae*) and leek (*C. allii*). **Plant Pathology**, v. 36, n. 3, p. 394-397, 1987. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.1987.tb02250.x>

- KALMAN, B.; ABRAHAM, D.; GRAPH, S.; PERLTREVES, R.; MELLER HAREL, Y.; DEGANI, O. Isolation and identification of *Fusarium* spp., the causal agents of onion (*Allium cepa*) basal rot in Northeastern Israel. **Biology**, v. 9, n. 4, e69, 2020. <https://doi.org/10.3390/biology9040069>
- KARA, M.; SOYLU, E. M. Identification of *Alternaria*, *Aspergillus*, *Fusarium* and *Penicillium* spp. on onion plant (*Allium cepa* L.) growing in Hatay, Amasya and Tokat provinces using MALDI-TOF mass spectrometry. **Turkish Journal of Agriculture - Food Science and Technology**, v. 11, suppl. 1, art. s1, 2023. <https://doi.org/10.24925/turjaf.v11is1.2525-2529.6420>
- KHANAL, M.; BHATTA, B. P.; MALLA, S. Isolation and characterization of bacteria associated with onion and first report of onion diseases caused by five bacterial pathogens in Texas, U.S.A. **Plant Disease**, v. 107, n. 6, p. 1721-1729, 2023. <https://doi.org/10.1094/PDIS-09-22-2206-SR>
- KHOKHAR, I.; HAIDER, M. S.; MUKHTAR, I.; MUSHTAQ, S. Biological control of *Aspergillus niger*, the cause of Black-rot disease of *Allium cepa* L. (onion), by *Penicillium* species. **Journal of Agrobiology**, v. 29, n. 1, p. 23-28, 2013. <https://doi.org/10.2478/v10146-012-0003-5>
- KUMAR, S.; DUTTA, R.; AUJI, R.; WACKCHAURE, G. C.; JAYALAKSHMI, K.; KARUPPAIAH, V.; MAHAJAN, V. Microbial succession and tissue-specific restructuring of bacterial and fungal communities during post-harvest onion bulb rotting. **Frontiers in Microbiology**, v. 17, e1776996, 2026. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2026.1776996>
- KUMAR, V.; NEERAJ; SHARMA, S.; SAGAR, N. A. Post-harvest management of fungal diseases in onion - A review. **International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences**, v. 4, n. 6, p. 737–752, 2015.
- LIANG, Z.; FENG, Q.; ZHANG, Y.; YU, Y.; LIAO, W.; LI, G.; AN, T. Odorous VOCs released from biodecomposition and its interaction mechanism with bacteria: Compared inter-type with intra-type household garbage. **Journal of Cleaner Production**, v. 447, e141523, 2024. <https://doi.org/10.1016/j.jclepro.2024.141523>
- LURWANU, Y.; HARUNA, S. G.; SHITTU, E. A. *In vitro* evaluation of plant extracts for post-harvest management of *Fusarium oxysporum* f. sp. cepae causing Fusarium basal rot of onion (*Allium cepa* L.). **World News of Natural Sciences**, v. 58, p. 15-27, 2025.
- MA, S.; LUO, H.; ZHAO, D.; QIAO, Z.; ZHENG, J.; AN, M.; HUANG, D. Environmental factors and interactions among microorganisms drive microbial community succession during fermentation of Nongxiangxing daqu. **Bioresource Technology**, 345, 126549, 2022. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2021.126549>
- MANSO, T.; NUNES, C. *Metschnikowia andauensis* as a new biocontrol agent of fruit postharvest diseases. **Postharvest Biology and Technology**, v. 61, n. 1, p. 64-71, 2011. <https://doi.org/10.1016/j.postharvbio.2011.02.004>
- MAUDE, R. B. Onion diseases. In: COOK, R. J.; GARETH-JONES, D. G. (Ed.). **The Epidemiology of Plant Diseases**. Dordrecht: Springer Netherlands, 2006. p. 491-520.
- MAUDE, R. B. Storage diseases of onions. In: RABINOWITCH, H. D.; CURRAH, L. (Ed.). **Onions and allied crops**. Boca Raton: CRC Press, 2018. p. 273-296.
- MEDRANO MERAZ, M. de J.; HERNÁNDEZ, F. J.; CORRAL RIVAS, S.; NÁJERA LUNA, J. A. Diversidad arbórea a diferentes niveles de altitud en la región de El Salto, Durango. **Revista Mexicana de Ciencias Forestales**, v. 8, n. 40, p. 57-68, 2017.
- MORAN, J. C.; CRANK, E. L.; GHABBAN, H. A.; HORSBURGH, M. J. Deferred growth inhibition assay to quantify the effect of bacteria-derived antimicrobials on competition. **Journal of Visualized Experiments**, n. 115, e54437, 2016. <https://doi.org/10.3791/54437>
- MÜLLER, C. A.; OBERMEIER, M. M.; BERG, G. Bioprospecting plant-associated microbiomes. **Journal of Biotechnology**, v. 235, p. 171-180, 2016. <https://doi.org/10.1016/j.jbiotec.2016.03.033>
- NITHYA, A.; BABU, S. Prevalence of plant beneficial and human pathogenic bacteria isolated from salad vegetables in India. **BMC Microbiology**, v. 17, n. 1, p. 1-16, 2017. <https://doi.org/10.1186/s12866-017-0974-x>
- NIU, Y.; LI, Y.; LOU, M.; CHENG, Z.; MA, R.; GUO, H.; ZHOU, J.; JIA, H.; FAN, L.; WANG, T. Microbial transformation mechanisms of particulate organic carbon to mineral-associated organic carbon at the chemical molecular level: highlighting the effects of ambient temperature and soil moisture. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 195, 109454, 2024. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2024.109454>
- PARVEEN, S.; WANI, A. H.; BHAT, M. Y.; KOKA, J. A. Biological control of post-harvest fungal rots of rosaceous fruits using microbial antagonists and plant extracts – a review. **Czech Mycology**, v. 68, n. 1, p. 41-66, 2016.
- PHOKA, N.; SUWANNARACH, N.; LUMYONG, S.; ITO, S. I.; MATSUI, K.; ARIKIT, S.; SUNPAPAO, A. Role of volatiles from the endophytic fungus *Trichoderma asperelloides* PSU-P1 in biocontrol potential and in promoting the plant growth of *Arabidopsis thaliana*. **Journal of Fungi**, v. 6, n. 4, e341, 2020. <https://doi.org/10.3390/jof6040341>
- SANTIAGO, N.; RODEROS, B.; GALLEMA, F. Management of pre- and post-harvest diseases in bulb onions through *Trichoderma harzianum* Rifai utilization. **Asian Journal of Postharvest and Mechanization**, v. 1, n. 1, p. 81-92, 2018.
- SARE, A. R.; JIJAKLI, M. H.; MASSART, S. Microbial ecology to support integrative efficacy improvement of biocontrol agents for postharvest diseases management. **Postharvest Biology and Technology**, v. 179, e111572, 2021. <https://doi.org/10.1016/j.postharvbio.2021.111572>
- SAWADA, H.; FUJIKAWA, T.; TSUJI, M.; SATOU, M. *Pseudomonas allii* sp. nov., a pathogen causing soft rot of onion in Japan. **International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology**, v. 71, n. 1, p. 004582, 2020. <https://doi.org/10.1099/ijsem.0.004582>
- SHARMA, R. N.; MAHARSHI, R. P.; GAUR, R. B. Biocontrol of post-harvest green mould rot (*Penicillium digitatum*) of kinnow fruits using microbial antagonists. **Indian Phytopathology**, v. 65, n. 3, p. 276-281, 2012.
- SLININGER, P. J.; SCHISLER, D. A.; BURKHEAD, K. D.; BOTHAST, R. J. Postharvest biological control of

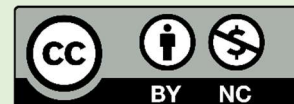
- potato sprouting by *Fusarium* dry rot suppressive bacteria. **Biocontrol Science and Technology**, v. 13, n. 5, p. 477-494, 2003. <https://doi.org/10.1080/0958315031000140992>
- STOCKWELL, V. O.; STACK, J. P. Using *Pseudomonas* spp. for integrated biological control. **Phytopathology**, v. 97, n. 2, p. 244-249, 2007. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-97-2-0244>
- WALLACE, R. L.; HIRKALA, D. L.; NELSON, L. M. Mechanisms of action of three isolates of *Pseudomonas fluorescens* active against postharvest grey mold decay of apple during commercial storage. **Biological Control**, v. 117, p. 13-20, 2018. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2017.08.019>
- WANG, C.; WANG, Y.; WANG, L.; FAN, W.; ZHANG, X.; CHEN, X.; WANG, J. Biocontrol potential of volatile organic compounds from *Pseudomonas chlororaphis* ZL3 against postharvest gray mold caused by *Botrytis cinerea* on Chinese cherry. **Biological Control**, v. 159, p. 104613, 2021. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2021.104613>
- WANI, A. K.; AKHTAR, N.; SHER, F.; NAVARRETE, A. A.; AMÉRICO-PINHEIRO, J. H. P. Microbial adaptation to different environmental conditions: molecular perspective of evolved genetic and cellular systems. **Archives of Microbiology**, v. 204, n. 2, e144, 2022. <https://doi.org/10.1007/s00203-022-02757-5>
- WANG, Z.; ZHONG, T.; CHEN, K.; DU, M.; CHEN, G.; CHEN, X.; KAN, J. Antifungal activity of volatile organic compounds produced by *Pseudomonas fluorescens* ZX and potential biocontrol of blue mold decay on postharvest citrus. **Food Control**, v. 120, e107499, 2021. <https://doi.org/10.1016/j.foodcont.2020.107499>
- WHITE, T. J.; BRUNS, T.; LEE, S. J. W. T.; TAYLOR, J. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. In: INNIS, M. A.; GELFAND, D. H.; SNINSKY, J. J.; WHITE, T. J. (Eds.). **PCR protocols: a guide to methods and applications**. San Diego: Academic Press, 1990. v. 18, n. 1, p. 315-322.
- WISNIEWSKI, M.; DROBY, S. The postharvest microbiome: the other half of sustainability. **Biological Control**, v. 137, e104025, 2019. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2019.104025>
- XIE, Y.; NITIN, N.; HARRIS, L. J. Transfer of *Enterococcus faecium* and *Salmonella enterica* during simulated postharvest handling of yellow onions (*Allium cepa*). **Food Microbiology**, v. 115, e104340, 2023. <https://doi.org/10.1016/j.fm.2023.104340>
- YADAV, A. N. Plant microbiomes for sustainable agriculture: current research and future challenges. In: YADAV, A. N.; SINGH, J.; RATHORE, R.; GARG, N.; SINGH, R. P. (Eds.). **Plant microbiomes for sustainable agriculture**. Cham: Springer, 2020. p. 475-482. https://doi.org/10.1007/978-3-030-38453-1_5
- YAPI, E. Y.; KOFFI, F. Y.; OUATTARA, Z.; ALLOUE-BORAU, M. W. Biocontrol fungal diseases of zucchini (*Cucurbita pepo* ssp.) in Côte d'Ivoire by *Pseudomonas fluorescens* F19. **Cogent Food & Agriculture**, v. 7, n. 1, p. 1942404, 2021. <https://doi.org/10.1080/23311932.2021.1942404>
- YURGEL, S. N.; ABBEY, L.; LOOMER, N.; GILLIS-MADDEN, R.; MAMMOLITI, M. Microbial communities associated with storage onion. **Phytobiomes**, v. 2, n. 1, p. 35-41, 2018. <https://doi.org/10.1094/PBIOMES-12-17-0052-R>
- ZHANG, H.; SERWAH BOATENG, N. A.; NGOLONG NGEA, G. L.; SHI, Y.; LIN, H.; YANG, Q.; DROBY, S. Unraveling the fruit microbiome: the key for developing effective biological control strategies for postharvest diseases. **Comprehensive Reviews in Food Science and Food Safety**, v. 20, n. 5, p. 4906-4930, 2021. <https://doi.org/10.1111/1541-4337.12783>
- ZHANG, L.; CHEN, F.; ZENG, Z.; XU, M.; SUN, F.; YANG, L.; XIE, Y. Advances in metagenomics and its application in environmental microorganisms. **Frontiers in Microbiology**, v. 12, e76636, 2021. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.766364>

Agradecimientos: Esta investigación fue apoyada por la Vicerrectoría de Investigación y Extensión del Instituto Tecnológico de Costa Rica [Proyecto VIE-1510133].

Contribuciones de los autores: W.R.-M.: conceptualización, gestión de datos, análisis formal, obtención de fondos, investigación, metodología, recursos, validación, redacción del borrador original, administración del proyecto; K.A.-P.: conceptualización, gestión de datos, análisis formal, investigación, metodología, redacción del borrador original; T.E.-M.: conceptualización, curación de datos, análisis formal, investigación, metodología, redacción del borrador original. W.W.-G.: conceptualización, curación de datos, análisis formal, investigación, metodología, redacción del borrador original. Jaime Brenes-Madriz: conceptualización, investigación, metodología, redacción del borrador original. Todos los autores han leído y aprobado la versión publicada del manuscrito.

Disponibilidad de datos: Los datos de esta investigación pueden obtenerse por correo electrónico, previa solicitud al autor correspondiente o al segundo autor.

Conflicto de intereses: Los autores declaran no tener conflictos de intereses.



Copyright: © 2026 by the authors. This article is an Open-Access article distributed under the terms and conditions of the Creative Commons **Attribution-NonCommercial (CC BY-NC)** license (<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>).