

Diversidad bacteriana y su asociación con el crecimiento de las plantas y la calidad poscosecha de frutos de tomate (*Solanum lycopersicum* L.) en sistemas de producción orgánico y convencional

M.C. Carolina Nathalie  
Reséndiz Nava

2023



# Universidad Autónoma de Querétaro

## Facultad de Química

Diversidad bacteriana y su asociación con el crecimiento de las plantas y la calidad poscosecha de frutos de tomate (*Solanum lycopersicum* L.) en sistemas de producción orgánico y convencional

Tesis

Que como parte de los requisitos para obtener del Grado de  
Doctora en Ciencias de los Alimentos

Presenta

M.C. Carolina Nathalie Reséndiz Nava

Dirigida por:

Dr. Edmundo Mateo Mercado Silva

Co-Directora:

Dra. Hilda Victoria Silva Rojas

Querétaro, Qro., Abril, 2023



Dirección General de Bibliotecas y Servicios Digitales  
de Información



Diversidad bacteriana y su asociación con el crecimiento de las plantas y la calidad poscosecha de frutos de tomate (*Solanum lycopersicum* L.) en sistemas de producción orgánico y convencional

**por**

Carolina Nathalie Reséndiz Nava

se distribuye bajo una [Licencia Creative Commons  
Atribución-NoComercial-SinDerivadas 4.0  
Internacional](https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/).

**Clave RI:** FQDCC-255327



**UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE QUERÉTARO**  
**FACULTAD DE QUÍMICA**  
**DOCTORADO EN CIENCIAS DE LOS ALIMENTOS**



Diversidad bacteriana y su asociación con el crecimiento de las plantas y la calidad poscosecha de frutos de tomate (*Solanum lycopersicum* L.) en sistemas de producción orgánico y convencional

**Tesis**

Que como parte de los requisitos para obtener del Grado de

**Doctora en Ciencias de los Alimentos**

Presenta

M.C. Carolina Nathalie Reséndiz Nava

Dirigida por:

Dr. Edmundo Mateo Mercado Silva

Co-dirigida por:

Dra. Hilda Victoria Silva Rojas

Dr. Edmundo Mateo Mercado Silva

**Presidente**

Dra. Hilda Victoria Silva Rojas

**Secretario**

Dra. Dulce María Rivera Pastrana

**Vocal**

Dra. Ma. Estela Vázquez Barrios

**Suplente**

Dr. Matthew Jon Stasiewicz

**Suplente**

Dr. Ángel Rebollar Alviter

**Suplente**

Centro Universitario, Querétaro, Qro. México

Fecha de aprobación por el Consejo Universitario: Febrero, 2023

## **DECLARACIÓN DE RESPONSABILIDAD DE ESTUDIANTE**

Declaro que los datos propios obtenidos en esta investigación fueron generados durante el desarrollo de mi trabajo de tesis de forma ética y que reporto detalles necesarios para que los resultados de esta tesis sean reproducibles en eventuales investigaciones futuras. Finalmente, este manuscrito de tesis es un trabajo original en el cual se declaró y dio reconocimiento a cualquier colaboración o cita textual presentadas en el documento.

*“La vida es una unión simbiótica y cooperativa que permite triunfar a los que se asocian”*

Lynn Margulis

## AGRADECIMIENTOS

A Dios, por llenar mi vida de tantas bendiciones.

A mi hermosa y amorosa familia Reséndiz Nava, papá Jaime y mamá Luisa, Adriana, Luis y Hugo que siempre están conmigo, en los días soleados, pero, sobre todo, en mis momentos más oscuros. A Joel, Víctor, Bryan, Enrique, Heidy, Monze; son la extensión de nuestra familia bonita, gracias por apoyar y por siempre estar, somos un gran *team* de emas. A Daniel D., gracias por tu amor, tus apapachos y cuidados durante la última etapa de este proceso; viste conmigo la luz al final del túnel, gracias por la paz y tranquilidad que me brindas.

A la Universidad Autónoma de Querétaro, por abrirme sus puertas desde mis estudios de Maestría; gracias por permitirme simultáneamente, educar y ser aprendiz.

A mis sinodales de tesis; el Dr. Mercado, gracias por creer en mí y alentarme en los momentos más difíciles, gracias por apoyar y creer en este proyecto. A mi querida Dra. Hilda, mil gracias por cobijarme, por sus consejos académicos y personales. A la Dra. Dulce, Dra. Estela, Dr. Rebollar, Dr. Matthew, gracias por su disponibilidad y por todos sus comentarios, realmente me hicieron crecer personal y profesionalmente. A Fernando A. Onofre, gracias por el tiempo dedicado, tus conocimientos y tus atenciones en CEICKOR.

Al Dr. Gerardo Nava; infinitas gracias por darle vida a este gran proyecto, por su apoyo profesional y personal, gracias por pulir esta piedrita y sacar el máximo brillo, aún en los momentos más complicados. Por siempre, mi cariño y admiración.

A las princesas, que desde Maestría han estado; aunque ahora en otros estados e incluso en otro país, pero siempre en mi corazón: Araceli, Diana, Liliana y Alejandra, son una luz en mi vida.

A mis compañeros del laboratorio de Microbiología Molecular: Josué Puc, Iván Zurita, Francisco, Flor, Sarah, Raminier, Wong; son el mejor *team* del que he formado parte desde que llegué a la UAQ. Gracias por los días de risas y de trabajo duro, gracias por enseñarme a desaprender.

A Carmelita Campos, por el apoyo incondicional, aún a destiempo, en días y horas de descanso, siempre atenta, muchas gracias.

A CONACyT, por el apoyo económico brindado a lo largo de mis estudios de Maestría y Doctorado.

## ÍNDICE GENERAL

<b>RESUMEN</b> .....	11
<b>ABSTRACT</b> .....	12
<b>I. INTRODUCCIÓN</b> .....	13
<b>II. ANTECEDENTES</b> .....	15
II.1 Estudios de la interacción planta-microbiota .....	15
II.2 La planta de tomate ( <i>Solanum lycopersicum</i> L.) como modelo de estudio de las interacciones planta-microbiota .....	17
II.3 Microbiota central de plantas y frutos de tomate.....	18
II.4 Disbiosis en rizósfera y filósfera de plantas de tomate ocasionada por factores bióticos y abióticos.....	20
II.5 Sistemas de producción de tomate convencional y orgánico .....	21
II.6 Sistemas de cultivo hidropónicos empleados en producción orgánica y convencional .....	22
II.7 Impacto de los sistemas de producción convencional y orgánico en el rendimiento y fisiología de plantas y frutos de tomate .....	24
<b>III. HIPÓTESIS</b> .....	26
<b>IV. OBJETIVO GENERAL</b> .....	26
IV. 1 Objetivos específicos.....	26
<b>V. METODOLOGÍA</b> .....	27
V.1 Sitio y condiciones del experimento.....	27
V.2 Evaluación del desempeño y rendimiento de plantas de tomate cultivadas en sistemas hidropónicos convencional y orgánico.....	28
V.3 Evaluación de la composición nutricional, fisiología poscosecha y vida de anaquel de tomates producidos en sistemas convencional y orgánico .....	29
V.4 Análisis metagenómico de la diversidad bacteriana asociada a plantas y frutos de tomate producidos en sistemas hidropónicos convencional y orgánico.....	30
<b>V.4.1 Preparación de muestras</b> .....	30
<b>V.4.2 Extracción y cuantificación de ADN total</b> .....	32
<b>V.4.3 Preparación de librerías y secuenciación masiva del gen <i>16S rRNA</i></b> .....	32
<b>V.4.4 Análisis bioinformático y asignación taxonómica</b> .....	33
V.5 Identificación de la microbiota central, diversidad bacteriana y análisis estadístico	33

V.6 Cuantificación absoluta de <i>Enterobacteriaceae</i> en frutos de tomate convencional y orgánico .....	35
V.7 Análisis de interacción entre poblaciones bacterianas con parámetros de productivos y fisiología de los frutos .....	36
<b>VI. RESULTADOS Y DISCUSIÓN</b> .....	37
VI.1 Evaluación del desempeño y rendimiento de plantas de tomate cultivadas en sistemas hidropónicos convencional y orgánico .....	37
VI.2 Evaluación de la composición nutricional, fisiología poscosecha y vida de anaquel de tomates producidos en sistemas convencional y orgánico .....	40
<b>VI.2.1 Composición nutricional</b> .....	40
<b>VI.2.2 Fisiología poscosecha y vida de anaquel</b> .....	43
VI.3 Microbiota central y diversidad bacteriana de plantas de tomate cultivadas en sistema hidropónico .....	47
VI.4 Cambios en la composición y diversidad bacteriana asociada a plantas de tomate con fertilización convencional y orgánica.....	54
VI.5 Comunidades bacterianas diferencialmente abundantes en plantas y frutos de tomate con fertilización convencional y orgánica .....	60
VI.6 Interacción entre las poblaciones bacterianas y parámetros de productivos de plantas de tomate.....	66
VI.7 Interacción entre miembros de la familia <i>Enterobacteriaceae</i> y la fisiología poscosecha de frutos de tomate.....	68
<b>VII. CONCLUSIONES</b> .....	71
<b>VIII. REFERENCIAS</b> .....	73



## ÍNDICE DE TABLAS

<b>Tabla 1.</b> Estudios de la diversidad bacteriana de plantas de tomate empleando distintos sistemas de cultivo .....	19
<b>Tabla 2.</b> Comparación del rendimiento de frutos de tomate en sistemas de producción convencional y orgánico .....	25
<b>Tabla 3.</b> Número de muestras colectadas para el análisis de diversidad bacteriana en sustratos, raíces y frutos .....	31
<b>Tabla 4.</b> Distribución del número de secuencias obtenidas de sustratos, raíces y frutos. ...	47
<b>Tabla 5.</b> Análisis del coeficiente de correlación de Pearson .....	67

## ÍNDICE DE FIGURAS

<b>Figura 1.</b> Las plantas y su microbiota .....	15
<b>Figura 2.</b> Sistemas de producción de hortalizas empleando métodos de cultivo sin suelo.	23
<b>Figura 3.</b> Eficiencia en el uso de agua en cultivo de tomate empleando suelo y sustratos..	24
<b>Figura 4.</b> Evaluación del desempeño de las plantas de tomate en sistemas hidropónicos con fertilización convencional y orgánica .....	38
<b>Figura 5.</b> Evaluación del crecimiento de las plantas al finalizar el ciclo del cultivo .....	39
<b>Figura 6.</b> Rendimiento semanal por planta en el sistema convencional y orgánico .....	40
<b>Figura 7.</b> Cambios en el contenido de licopeno (a) y vitamina C (b) de tomates convencionales y orgánicos.....	42
<b>Figura 8.</b> Apariencia visual de tomates cv. Merlice .....	43
<b>Figura 9.</b> Evolución del color (a*) durante el almacenamiento poscosecha de tomate orgánico y convencional .....	44
<b>Figura 10.</b> Evolución de la pérdida fisiológica de peso durante el almacenamiento de tomate orgánico y convencional .....	46
<b>Figura 11.</b> Evolución de la pérdida de firmeza durante el almacenamiento de tomate orgánico y convencional .....	46
<b>Figura 12.</b> Microbiota central de plantas de tomate a nivel taxonómico de filo .....	49
<b>Figura 13.</b> Diagrama de Venn representando la microbiota central de plantas de tomate cultivadas en sistema hidropónico .....	50
<b>Figura 14.</b> Diagrama de cajas y bigotes de la diversidad alfa en muestras de sustratos, raíces y frutos de tomate .....	53
<b>Figura 15.</b> Diagrama de cajas y bigotes de la diversidad alfa en muestras de sustratos, raíces y frutos de tomate en sistemas convencional y orgánico .....	56
<b>Figura 16.</b> Análisis de abundancia relativa de familias bacterianas asociadas a sustratos, raíces, y frutos .....	58
<b>Figura 17.</b> Análisis de Componentes Principales (PCA) del perfil bacteriano asociado a plantas de tomate en sistemas de producción hidropónico .....	59

<b>Figura 18.</b> Análisis de diversidad beta estimada por índices Jaccard y Bray-Curtis.....	60
<b>Figura 19.</b> Variaciones en la microbiota de sustratos bajo sistemas de fertilización convencional y orgánica.....	61
<b>Figura 20.</b> Variaciones en la microbiota de raíces de plantas de tomate bajo sistemas de fertilización convencional y orgánica .....	62
<b>Figura 21.</b> Variaciones en la microbiota de frutos de tomate bajo sistemas de fertilización convencional y orgánica.....	64
<b>Figura 22.</b> Cuantificación relativa de <i>Enterobacteriaceae</i> y su correlación con parámetros de calidad de frutos de tomate cosechados del sistema de fertilización convencional y orgánico.....	70

## RESUMEN

El tomate es una de las principales hortalizas comercializadas y consumidas a nivel mundial. Numerosos estudios se han realizado para identificar poblaciones bacterianas asociadas a las plantas de tomate para desarrollar técnicas agrícolas más sustentables y mejorar el desempeño de las plantas. Basados en esta premisa, el objetivo del presente trabajo fue identificar la microbiota central de sustratos, raíces y frutos de tomate, así como las diferencias en la diversidad y abundancia relativa de las poblaciones bacterianas asociadas a plantas de tomate cultivadas en sistemas hidropónicos bajo fertilización orgánica y convencional. En el presente estudio se identificó que Proteobacteria es el filo más abundante (abundancia relativa >50%,  $P \leq 0.05$ ) y que *Bacillaceae*, *Microbacteriaceae*, *Nocardioideaceae*, *Pseudomonadaceae*, *Rhodobacteraceae* y *Sphingomonadaceae* constituyen la microbiota central de la planta de tomate. De forma general, se observó la reducción ( $P \leq 0.05$ ) de *Hyphomicrobiaceae* en sustratos, raíces y frutos de la fertilización orgánica, comparada con la convencional. La reducción ( $P \leq 0.05$ ) en el crecimiento de la planta y el número de racimos cosechados en el sistema orgánico, comparado con el convencional, se asoció a un aumento de *Flavobacteriaceae* y a una reducción en *Bradyrhizobiaceae*, *Caulobacteraceae*, *Chitinophagaceae*, *Erythrobacteraceae*, *Nocardioideaceae* y *Streptomycetaceae*. También se observó que la disminución ( $P \leq 0.05$ ) en el color y la firmeza del tomate orgánico, comparado con el convencional, está asociada a un aumento ( $P \leq 0.05$ ) de *Enterobacteriaceae*; además se identificó que este grupo bacteriano puede ser un potencial marcador microbiológico para analizar la calidad y vida de anaquel del fruto de tomate. Interesantemente, el presente trabajo reveló que los tejidos de la planta de tomate son un nicho ecológico para la colonización y replicación de *Enterobacteriaceae*, resaltando el potencial papel que podría jugar este tipo de cultivo en la propagación y replicación de patógenos intestinales que amenazan la salud humana. En conjunto, los resultados del presente trabajo representan información fundamental para el estudio y desarrollo de estrategias biotecnológicas para mejorar la productividad y calidad del cultivo de tomate.

**Palabras clave:** microbiota, orgánico, poscosecha, tomate, vida de anaquel

## ABSTRACT

Tomato fruits are one of the most commercialized and consumed vegetables worldwide. Recent studies have focused on the identification of bacterial populations associated with tomato plants in order to develop more sustainable agriculture techniques and to improve plant performance. Based on this premise, the aim of the present work was to identify core microbiota of substrates, roots, and fruits from tomato plants, and to establish differences in the relative abundance and diversity of bacterial populations associated with tomato plants cultivated under hydroponic systems with conventional and organic fertilization regimes. The present work revealed that Proteobacteria was the most abundant phylum (relative abundance >50%,  $P \leq 0.05$ ) in substrate, root, and fruit samples; also, that members of *Bacillaceae*, *Microbacteriaceae*, *Nocardioidaceae*, *Pseudomonadaceae*, *Rhodobacteraceae* and *Sphingomonadaceae* are major components of tomato plants core microbiota. Overall, there was a reduction ( $P \leq 0.05$ ) of *Hyphomicrobiaceae* in substrate, root, and fruit samples from the organic system, compared with the conventional. The reduction ( $P \leq 0.05$ ) of plant growth and number of clusters harvested from plants cultivated under the organic fertilization regime, compared to conventional, was associated with an increase of *Flavobacteriaceae* as well as a reduction of *Bradyrhizobiaceae*, *Caulobacteraceae*, *Chitinophagaceae*, *Erythrobacteraceae*, *Nocardioidaceae* and *Streptomyetaceae*. Also, it was observed that the reduction ( $P \leq 0.05$ ) of color index and firmness in fruits harvested from the organic regime, compared to conventional, was associated with an increase ( $P \leq 0.05$ ) in members of *Enterobacteriaceae*. This bacterial group could be a potential bacterial marker for evaluation of quality and fruit shelf life. Interestingly, the present work revealed that tomato plant tissues are suitable niches for *Enterobacteriaceae* colonization and replication, highlighting the potential role of this crop in replication and transmission of human enteric pathogens. Together, these results represent essential information for research and development of biotechnological strategies in order to improve tomato plants productivity as well as fruit quality.

**Keywords:** core microbiota, organic, postharvest, shelf life, tomato.

## I. INTRODUCCIÓN

El tomate (*Solanum lycopersicum* L.) es la segunda hortaliza más cultivada en el mundo; anualmente se producen ~182 millones de toneladas de frutos de tomate (Quinet et al., 2019). En México, el tomate es la hortaliza de mayor producción; y se estima que en promedio se cosechan ~3.5 millones de toneladas anualmente (SIAP, 2020), de los cuales, ~20% se produce en cultivos hidropónicos, ya sea bajo sistemas de cultivo convencional u orgánico (AMHPAC, 2018).

Los sistemas de producción orgánicos, a diferencia de los convencionales, no permiten el uso de fertilizantes, pesticidas, ni herbicidas químicos sintéticos (Araujo & Telhado, 2015); con esto, se busca disminuir la cantidad de residuos contaminantes en agua y suelo, que afectan la salud de los consumidores (Araujo & Telhado, 2015). A nivel mundial la producción de tomates orgánicos se ha triplicado en la última década (Araujo & Telhado, 2015), y en México, la producción anual promedio de tomates orgánicos es de ~17 mil toneladas (CEDRSSA, 2015); colocándose como la hortaliza orgánica de mayor producción en el país.

El aumento en la demanda y producción de tomates orgánicos se debe principalmente a la exigencia de los consumidores por adquirir alimentos más saludables y sustentables (Araujo & Telhado, 2015). Sin embargo, algunos reportes indican que el sistema de producción de tomate orgánico tiene de 16% a 60% menor rendimiento que el sistema de producción convencional (Clark et al., 1999; Mubarak et al., 2019; Riahi et al., 2009; Ronga et al., 2015). Además, algunos reportes revelan que los frutos producidos bajo los sistemas convencionales y orgánicos poseen un valor nutricional comparable; por ejemplo, niveles de  $\beta$ -caroteno, licopeno, ácido ascórbico y compuestos fenólicos (Juroszek et al., 2009; Kapoulas et al., 2011; Pieper & Barrett, 2009).

Algunos autores sugieren que las diferencias en los rendimientos y la fisiología poscosecha de tomates cultivados en sistemas convencionales y orgánicos, podrían deberse a la diversidad y abundancia de las poblaciones bacterianas en la rizósfera y filósfera de las plantas (Grunert et al, 2020; Renaut et al, 2019). Por ejemplo, un estudio reciente demostró que el rendimiento (kg de frutos/m<sup>2</sup>) es mayor ( $P < 0.001$ ) en cultivos hidropónicos con

fertilización sintética comparado con la fertilización orgánica; dicho efecto estuvo asociado al incremento en la abundancia de los géneros bacterianos *Devosia*, *Mycoplasma*, *Nocardioides* y *Rhizomicrobium* (Grunert et al, 2020). Los autores identificaron que estos géneros bacterianos son específicos del sistema de cultivo hidropónico con fertilización sintética (Grunert et al, 2020).

En este contexto, existe limitada evidencia acerca de la contribución de la microbiota en el crecimiento de las plantas, rendimiento y calidad poscosecha de frutos de tomate que se cultivan en sistemas convencionales y orgánicos. Por estas razones, es necesario identificar las poblaciones bacterianas que colonizan la rizósfera y filósfera de plantas de tomate, particularmente en sistemas de producción comercial. Esta información es necesaria para determinar la asociación de estas comunidades con el desarrollo de las plantas y la fisiología poscosecha de los frutos.

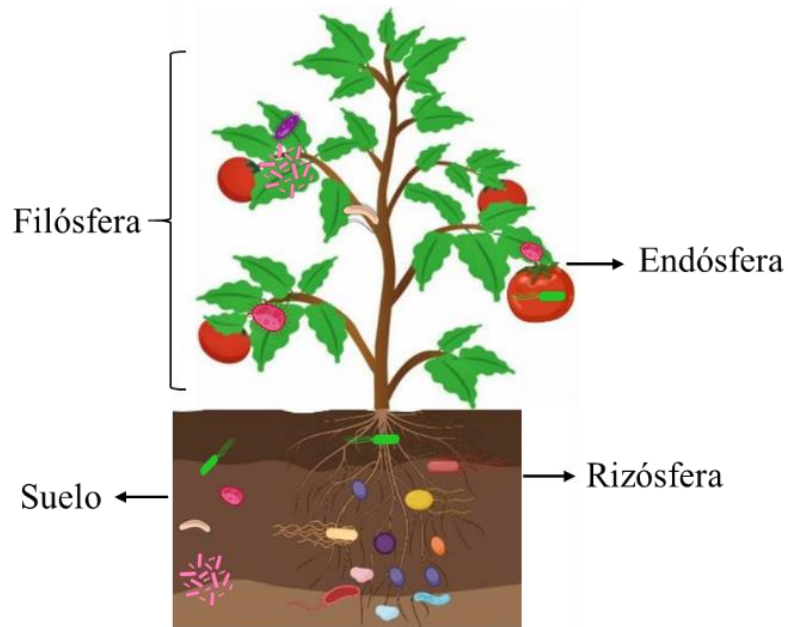
En el presente trabajo se realizaron estudios microbiológicos para determinar la microbiota bacteriana central (*core microbiota*) de plantas y frutos de tomate cultivados en sistemas hidropónicos; además, se evaluaron las diferencias en las poblaciones bacterianas asociadas a las plantas con fertilización convencional y orgánica. Los datos generados, fueron empleados para realizar análisis de asociación entre la microbiota, el desarrollo de las plantas y la calidad poscosecha de frutos de tomate. Además, se identificaron poblaciones bacterianas clave en plantas con mejor desempeño y rendimiento; así como en frutos con mayor vida de anaquel.

Esta información será un marco de referencia para llevar a cabo estrategias dirigidas a regulación de la microbiota en suelo, sustratos, plantas y frutos de tomate, con el objetivo de aumentar la resistencia a estrés biótico o abiótico en plantas y alargar la vida de anaquel de los frutos.

## II. ANTECEDENTES

### II.1 Estudios de la interacción planta-microbiota

Desde hace varias décadas, se ha estudiado la simbiosis entre las plantas y su microbiota, la cual juega un papel importante en el desarrollo y el estado de salud de la planta (Noman et al., 2021). La diversidad y función de la microbiota de la rizósfera, filósfera y endósfera (**Fig. 1**) es resultado de la interacción del sistema planta-microbiota con los factores ambientales (suelo, clima, disponibilidad de nutrientes, enfermedades, plagas, entre otros) (Noman et al., 2021). La composición y diversidad de microorganismos está regulada por el sistema inmunológico de las plantas y los compuestos antimicrobianos generados por el mismo consorcio microbiano; que en conjunto constituyen los mecanismos de defensa de la planta (Berendsen et al., 2012). Estos mecanismos de defensa permiten alcanzar el *fitness* (“mayor adaptabilidad”) de la planta y su microbiota (Noman et al., 2021; Vandenkoornhuyse et al., 2015).



**Figura 1. Las plantas y su microbiota.** Microbiota del suelo, de la rizósfera (asociadas a la raíz), de la filósfera (asociada a la parte aérea de la planta) y de la endósfera (asociadas a tejidos internos). Adaptado de: Noman et al, 2021.



Uno de los ejemplos más representativos de este proceso biológico fue documentado recientemente con plantas de tomate (*Solanum lycopersicum* L.). Bajo condiciones de invernadero, se demostró que la resistencia a la sequía era conferida por bacterias asociadas a la microbiota de la rizósfera, estas poblaciones están reguladas por el genotipo de la planta y pueden ser transferidas a la progenie (Gaete et al., 2021). Además, se han identificado poblaciones fúngicas y bacterianas en la rizósfera de sorgo (*Sorghum bicolor*) y trigo (*Triticum aestivum*), que están asociadas a la resistencia de las plantas contra las altas temperaturas y estrés hídrico, respectivamente (Chakraborty et al., 2013; Wipf et al., 2021).

Además, recientes estudios han documentado que la inoculación de bacterias promotoras del crecimiento de plantas (BPCP), estimulan la respuesta inmune de las plantas que están sometidas a altos niveles de estrés ambiental, nutricional o por fitopatógenos; se han identificado como BPCP a miembros de las familias *Bacillaceae*, *Paenibacillaceae*, *Pseudomonadaceae* y *Rhizobiaceae* en cultivos de soya (*Glycine max*), trigo (*T. aestivum*), cebada (*Hordeum vulgare*) y tomate (*S. lycopersicum* L.) (Abdelaal et al., 2021; Katsenios et al., 2021).

Por otra parte, se han identificado poblaciones bacterianas diazotróficas y reguladoras de la hormona etileno como parte de la microbiota de plantas de tomate; estos grupos bacterianos poseen el repertorio genético para sintetizar enzimas nitrogenasas (genes *nif*) y ACC-desaminasas (genes *acdS*) asociadas al proceso de fijación de nitrógeno y a la regulación de los niveles de etileno, respectivamente (de Souza et al., 2015). Las bacterias asociadas a estas funciones son miembros de las familias *Bacillaceae*, *Bradyrhizobiaceae*, *Burkholderiaceae*, y *Pseudomonadaceae* (de Souza et al., 2015; Katsenios et al., 2021)

En conjunto, estos datos sugieren que a través de la regulación de la microbiota es posible regular procesos fisiológicos de plantas y frutos; sin embargo, hasta este momento existe escasa evidencia de la influencia de los sistemas de fertilización sobre la diversidad microbiana en cultivos de interés comercial.

## **II.2 La planta de tomate (*Solanum lycopersicum* L.) como modelo de estudio de las interacciones planta-microbiota**

El estudio de las interacciones planta-microbiota ha generado gran interés en los últimos años, debido a que recientemente se han identificado poblaciones microbianas que estimulan el crecimiento y resistencia a fitopatógenos de plantas y frutos de interés comercial (Grunert et al., 2019). En este contexto, estudios recientes se han enfocado en identificar la diversidad microbiana de la rizósfera y filósfera de plantas y frutos de tomate debido a su alto valor comercial (Cheng et al., 2020).

La planta de tomate (*Solanum lycopersicum* L.) ha sido utilizada ampliamente como modelo biológico en investigaciones para análisis bioquímico y molecular de procesos fisiológicos como la maduración, senescencia, y para el estudio de las interacciones planta-patógeno (Arie et al., 2007; Giovannoni, 2001; Takahashi et al., 2004). Las principales ventajas de emplear la planta de tomate como modelo biológico son su rápido desarrollo (~100 días a 20°C), fácil crecimiento a campo abierto o en invernadero, en suelo y sustratos o en ausencia de los mismos (aeroponía) (Arie et al., 2007).

La planta de tomate posee características fenotípicas y fisiológicas que otros modelos biológicos como *Arabidopsis* o la planta de arroz (*Oryza sativa*) no tienen. Por ejemplo, la planta de tomate posee hojas compuestas, tiene crecimiento simpodial y produce frutos que se comercializan a nivel mundialmente (Kimura & Sinha, 2008). Además, el tomate pertenece a la familia *Solanaceae*, de la cual también forman parte otros cultivos de relevancia comercial como la papa (*Solanum tuberosum*), el pimiento (*Capsicum annuum*), la berenjena (*Solanum melongena*) y el tabaco (*Nicotiana tabacum*); por lo tanto, los resultados obtenidos de los estudios con plantas de tomate, podrían ser extrapolados a dichos cultivos (Kimura & Sinha, 2008).

Actualmente existe suficiente información biológica y genética de esta planta, lo cual resalta su importancia como modelo biológico en el estudio de mecanismos moleculares de interacción planta-microbiota (Piquerez et al., 2014). Debido a su importancia económica y comercial, así como a la gran cantidad de marcadores genéticos identificados y asociados a

respuestas fitopatológicas, la planta del tomate es un excelente modelo para estudiar las interacciones químicas y moleculares del sistema planta-microbiota (Runge et al., 2022). En este contexto, existe evidencia de que las plantas de tomate seleccionan su microbiota mediante la producción y secreción de exudados en las raíces, hojas y frutos, los cuales están compuestos por ácidos grasos, azúcares, aminoácidos, ácidos fenólicos y compuestos antimicrobianos (Escobar-Rodríguez et al., 2021; Runge et al., 2022). Por estas razones, es fundamental identificar los factores que regulan la colonización bacteriana, así como su permanencia en el hospedante.

### **II.3 Microbiota central de plantas y frutos de tomate**

La interacción de los exudados en la rizósfera y filósfera da como resultado la selección de poblaciones microbianas que se conservan entre diversos genotipos y ambientes; a este conjunto de microorganismos se les denomina *microbiota central* (Ottesen et al., 2013). Algunos autores sugieren que las alteraciones de la microbiota central podrían ser un indicador del estado fisiológico de la planta y del fruto, principalmente en procesos infecciosos por fitopatógenos y colonización por patógenos de interés alimentario (Kwak et al., 2018; Ottesen et al., 2013).

Para realizar estudios de diversidad microbiana, se emplean técnicas de microbiología molecular como la amplificación y secuenciación masiva del gen *16S rRNA*, utilizado como marcador molecular de asignación taxonómica bacteriana (Edgar, 2018). Mediante el uso de las técnicas de secuenciación masiva, diversos estudios han documentado la diversidad microbiana de la rizósfera y filósfera de plantas de tomate cultivadas en diferentes sistemas agrícolas (**Tabla 1**). La información generada a través de estos estudios revela la presencia de comunidades bacterianas altamente conservadas en plantas y frutos de tomate, que es independiente del sistema de cultivo empleado (suelo e hidroponía) y del cultivar; estos estudios demuestran que miembros del filo Proteobacteria son los más prevalentes y abundantes en la rizósfera y filósfera de plantas de tomate, seguido de los filios Actinobacteria y Bacteroidetes (**Tabla 1**).

**Tabla 1.** Estudios de la diversidad bacteriana de plantas de tomate empleando distintos sistemas de cultivo

<b>Sistema de cultivo</b>	<b>Nicho</b>	<b>Cultivar</b>	<b>Diversidad bacteriana*</b>	<b>Referencia</b>
Hidroponía	Filósfera (frutos)	Campari	Proteobacteria (>30%), Firmicutes (5%), Actinobacteria (5%) y Bacteroidetes (5%)	(Escobar-Rodríguez et al., 2021)
Suelo	Filósfera (frutos)	Sun Black	Proteobacteria (79%), Firmicutes (2.1%), Actinobacteria (11.2%) y Bacteroidetes (6%)	(Gorrasi et al., 2022)
Suelo	Rizósfera	Zhongza 302	Proteobacteria (28.72%), Actinobacteria (22.98%), Chloroflexi (17.91%), Firmicutes (9.71%), Acidobacteria (7.74%) y Gemmatimonadetes (5.45%)	(Dong et al., 2019)
Suelo	Rizósfera	Tiancheng	Proteobacteria (34.15%), Bacteroidetes (16.41%) y Acidobacteria (15.23%)	(Cheng et al., 2020)
Hidroponía	Rizósfera	Maxifort	Proteobacteria, Firmicutes, y Bacteroidetes (90%), Actinobacteria, Planctomycetes, Verrucomicrobia, Acidobacteria y Gemmatimonadetes (9%)	(Vargas et al., 2021)
Suelo	Rizósfera	Money Marker	Proteobacteria (40.63%), Firmicutes (21.76%), Actinobacteria (20.3%) y Bacteroidetes (8.7%)	(Zhang et al., 2022)

\*Abundancia relativa reportada a nivel taxonómico de filo

Trabajos recientes han sugerido que los sistemas de cultivo y fertilización podrían provocar alteraciones de la microbiota central de las plantas, así como de la fisiología poscosecha de frutos de tomate (Anzalone et al., 2022; Escobar-Rodríguez et al., 2021; Grunert et al., 2016; Zhang et al., 2022); sin embargo, hasta este momento, no hay estudios sistemáticos que corroboren esta información.

#### **II.4 Disbiosis en rizósfera y filósfera de plantas de tomate ocasionada por factores bióticos y abióticos**

Diversos autores han demostrado que la microbiota asociada a las plantas de tomate puede alterarse por efecto de estrés hídrico, salino, nutricional y por la presencia de fitopatógenos (Gaete et al., 2021; Mehlferber et al., 2022; Schmitz et al., 2022; Zhou et al., 2022). Además, algunos estudios sugieren que los sistemas agrícolas intensivos, la rotación de cultivos y el tipo de fertilización podrían impactar la estructura microbiana del suelo, la rizósfera y la filósfera de plantas de tomate (Brennan & Acosta-Martinez, 2017; Chen et al., 2022; Song et al., 2022).

La alteración de la microbiota central de las plantas y otros organismos superiores, es un fenómeno conocido como disbiosis, y está asociado a cambios en la abundancia y diversidad de las comunidades bacterianas del suelo, rizósfera y filósfera de plantas (Paasch & He, 2021). Es importante destacar que, hasta el momento, no existen estudios sistemáticos que asocien el tipo de cultivo (orgánico y convencional) con la fisiología de las plantas, los rendimientos de producción, la calidad microbiológica y vida poscosecha de los frutos. Dicha información es de vital importancia para determinar si los sistemas de agricultura actuales tienen impacto en la calidad de los frutos durante las etapas de almacenamiento, distribución y consumo.

Por estas razones, en la presente tesis Doctoral, se busca asociar la composición de la microbiota con la fisiología y crecimiento de plantas de tomate así como con el comportamiento poscosecha de los frutos cosechados en sistemas de producción orgánico y convencional. Además, el estudio microbiológico de las poblaciones que colonizan los frutos cosechados en ambos sistemas es de vital importancia para determinar su capacidad de albergar patógenos entéricos de interés alimentario, y asociarlo con la composición del microbioma a través de técnicas cultivo-independientes.

## **II.5 Sistemas de producción de tomate convencional y orgánico**

En los sistemas de agricultura convencional, la principal estrategia para disminuir o controlar la presencia de fitopatógenos durante la etapa pre y poscosecha, es el uso de compuestos químicos como fungicidas, nematocidas y herbicidas sintéticos (Hahn, 2014). Debido a la alta toxicidad de estos compuestos y al daño ocasionado al ambiente, en años recientes se han propuesto alternativas más seguras y sustentables; por ejemplo, el desarrollo de la agricultura orgánica, en la que el uso de estos productos químicos sintéticos no está permitido (Araujo & Telhado, 2015).

El Departamento de Agricultura de EE.UU. (USDA, por sus siglas en inglés) define la producción orgánica como un sistema de producción ecológico, que integra prácticas culturales, biológicas y mecánicas que fomentan el reciclaje de recursos, el equilibrio ecológico y la biodiversidad (Araujo & Telhado, 2015). En los sistemas de producción agrícola orgánica está prohibido el uso de fertilizantes y pesticidas sintéticos, antibióticos y organismos genéticamente modificados (GMO, por sus siglas en inglés) (Araujo & Telhado, 2015). Este enfoque difiere de los sistemas de producción convencionales en el remplazo de pesticidas químicos sintéticos por estrategias biológicas para el manejo de enfermedades (van Bruggen et al., 2016).

A nivel nacional, la producción orgánica de frutas y hortalizas está regulada por el Servicio Nacional de Sanidad, Inocuidad y Calidad Agroalimentaria (SENASICA); los insumos permitidos en los sistemas de producción orgánica están publicados en la Lista Nacional de Sustancias Permitidas para la Operación Orgánica Agropecuaria. Por otra parte, la producción de frutas y hortalizas orgánicas que son exportadas hacia EE.UU. está regulada por el Programa Nacional Orgánico (NOP, por sus siglas en inglés). Dicha agencia establece las instrucciones para la certificación y etiquetado de productos orgánicos que se comercializan en EE.UU. y, además, publica la lista de sustancias permitidas en estos sistemas agrícolas.

En la producción de tomate orgánico se pueden emplear como fuente de nitrógeno residuos sólidos o líquidos tratados provenientes de la industria agroalimentaria, compostas, productos de origen animal o vegetal ricos en proteína, como harinas de pescado y algas. Estos productos contienen hidrolizados proteicos que son fácilmente metabolizados por los microorganismos presentes en el suelo y en las raíces de las plantas; para el control de plagas y patógenos se emplean estrategias botánicas (uso de aceites esenciales), ácidos orgánicos (como ácido peracético) y controles biológicos no sintéticos (van Bruggen et al., 2016). Por el contrario, los sistemas de producción convencional se basan en el uso intensivo de fertilizantes químicos y plaguicidas. La mayoría de estos fertilizantes nitrogenados son obtenidos a partir de amoníaco sintético en solución o utilizado para producción de sales de amonio (sulfato de amonio, nitrato de amonio o fosfato de amonio); la fuente de fósforo suele ser obtenida de la industria química como fosfato de calcio y la fuente de potasio como cloruro y sulfato de potasio (Halbert-Howard et al., 2021).

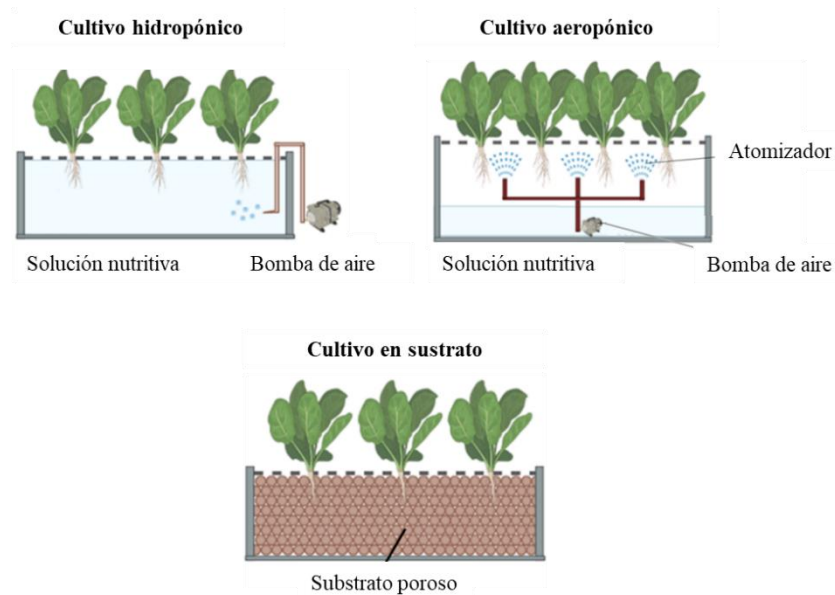
Por estas razones, y debido a la exigencia de los consumidores por adquirir alimentos más saludables y sustentables, se ha observado un incremento en la comercialización y demanda de frutas y hortalizas orgánicas (Vigar et al., 2019). Estudios recientes estiman que a nivel mundial, la producción de tomates orgánicos se ha triplicado durante la última década (Araujo & Telhado, 2015).

## **II.6 Sistemas de cultivo hidropónicos empleados en producción orgánica y convencional**

Se estima que a nivel mundial, ~3.5% de las hortalizas que se producen en invernaderos, se cultivan en sistemas de producción agrícola sin suelo (*soiless*, en inglés), éstos pueden ser sistemas hidropónicos con soluciones nutritivas, sistemas hidropónicos flotantes (aeroponía), o cultivo en sustratos orgánicos o inorgánicos (Maluin et al., 2021) (**Fig. 2**).

En Canadá, EE.UU., y Europa, el 95% de las hortalizas producidas en invernaderos, se cultivan en sustratos con soluciones ricas en nutrientes que se suministran en el agua de riego (Grunert et al., 2016). Se estima que en México, el 70% de los tomates que se producen en invernaderos se cultivan en sustratos (De Anda & Shear, 2017); la estruvita, fibra de coco,

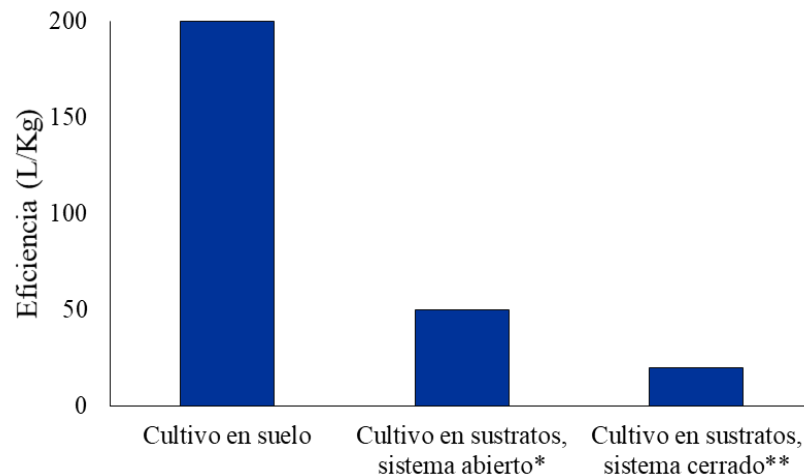
lana de roca y perlita, o una mezcla de estos, son los materiales más utilizados para fabricar los sustratos empleados en la producción de tomate (Rodríguez-Ortega et al., 2019; Xiong et al., 2017). Recientemente se ha documentado el uso de estos sustratos en la producción de tomates bajo sistemas de cultivo convencionales y orgánicos (Grunert et al., 2016, 2020).



**Figura 2.** Sistemas de producción de hortalizas empleando métodos de cultivo sin suelo. Adaptado de (Maluin et al., 2021).

Numerosos estudios han demostrado las ventajas del cultivo de tomate en sustratos; por ejemplo, el incremento en la eficiencia del uso de agua, mejor control en el suministro de nutrimentos, oxígeno y humedad, así como la disminución de la prevalencia de fitopatógenos y patógenos entéricos de humanos (Gruda, 2019). Se ha demostrado que el cultivo de tomate en suelo requiere hasta 4 veces más cantidad de agua, comparado con el cultivo en sustratos (**Fig. 3**). Otra ventaja de utilizar sustratos y soluciones nutritivas en la producción de tomate hidropónico, es que se pueden reutilizar para el cultivo de otras hortalizas, como coliflor (*Brassica campestris* L.), melón (*Cucumis melo*) y pepino (*Cucumis sativus*) (Gruda, 2019). En conjunto, estos datos sugieren que los sistemas de cultivo sin suelo son una herramienta valiosa que contribuye a la producción intensiva y sustentable de frutos de tomate a nivel mundial.





**Figura 3.** Eficiencia en el uso de agua en cultivo de tomate empleando suelo y sustratos. Adaptada de (Gruda, 2019). \*Sistema de fertirriego sin recirculación de agua. \*\*Sistema de fertirriego con recirculación de agua.

### II.7 Impacto de los sistemas de producción convencional y orgánico en el rendimiento y fisiología de plantas y frutos de tomate

Recientemente, se ha estimado que la producción de frutas y hortalizas orgánicas se ha incrementado 20% en la última década, y que es el sector alimentario con mayor desarrollo en países de Europa y América del Norte (Willer y Lernoud, 2016). Según la Agencia de Protección Ambiental (EPA), en la producción de cultivos orgánicos no se permite el uso de fertilizantes o pesticidas químicos sintéticos (US EPA, 2015).

A pesar de los esfuerzos científicos y tecnológicos para aumentar la producción de tomates orgánicos, diversos estudios han evidenciado que estos sistemas agrícolas tienen de 20% a 60% menor rendimiento que el sistema de producción convencional (**Tabla 2**); esto significa que los sistemas orgánicos requieren más recursos para producir la misma cantidad de frutos que el sistema de cultivo convencional.

Con respecto a la fisiología de las plantas, se ha demostrado que la altura y el número de flores incrementan en plantas de tomate (cultivares Débora y Santa Clara) cultivadas en sistema convencional, con respecto al orgánico (Bettioli et al., 2004). Otro estudio reporta que

el tamaño y el peso de los tomates producidos convencionalmente es ~40% mayor; comparado con los frutos orgánicos (Oliveira et al., 2013).

**Tabla 2.** Comparación del rendimiento de frutos de tomate en sistemas de producción convencional y orgánico

<b>Tipo de cultivo</b>	<b>Cultivar</b>	<b>Convencional (t/ha)</b>	<b>Orgánico (t/ha)</b>	<b>Referencia</b>
Suelo	Hypeel	55 a*	34 b	
Suelo	Perfectpeel	58 a	32 b	Riahi et al., 2009
Suelo	Rio Grande	56 a	35 b	
Suelo	PT 4769	64 a	25.1 b	Ronga et al., 2015
Suelo	Brigade	79 a	62 b	Ronga et al., 2021

\*Letras distintas indican diferencias significativas entre los sistemas de producción; análisis estadístico tomado de las referencias.

Existen datos contradictorios acerca del efecto de la agricultura orgánica y convencional sobre la calidad y fisiología poscosecha de tomates. Por ejemplo, algunos estudios indican que los frutos orgánicos contienen mayor concentración de compuestos antioxidantes como ácidos fenólicos, antocianinas, carotenoides, flavonoides y vitaminas, en comparación con los frutos producidos convencionalmente (Oliveira et al., 2013; Vinha et al., 2014). Sin embargo, otros reportes indican que los tomates orgánicos y convencionales poseen valor nutricional comparable, por ejemplo, niveles de  $\beta$ -caroteno, licopeno, ácido ascórbico y compuestos fenólicos (Juroszek et al., 2009; Pieper & Barrett, 2009; Riahi et al., 2009). Sin embargo, estos estudios se han realizado en condiciones de campo abierto empleando suelo para el cultivo de las plantas. Hasta este momento, existe escasa evidencia de los rendimientos y fisiología poscosecha de frutos de tomate orgánicos y convencionales bajo sistemas de producción tecnificados, como los sistemas hidropónicos en invernaderos, incluyendo el impacto de la fertilización convencional y orgánica sobre las comunidades bacterianas de la filósfera y rizósfera de plantas de tomate que se cultivan en hidroponía bajo condiciones comerciales.

### **III. HIPÓTESIS**

Las plantas y frutos de tomate producidos en sistemas orgánico y convencional bajo agricultura protegida poseen diferente diversidad bacteriana, capaz de modificar diferencialmente el crecimiento de las plantas, la calidad poscosecha, y la vida de anaquel de los frutos.

### **IV. OBJETIVO GENERAL**

Establecer las diferencias de la diversidad bacteriana en plantas y frutos de tomate producidos en sistemas orgánicos y convencional, y determinar su asociación con el crecimiento de la planta, la calidad poscosecha y vida de anaquel de los frutos de tomate.

#### **IV. 1 Objetivos específicos**

1. Identificar los cambios en la diversidad bacteriana de plantas y frutos de tomate producidas en cultivos convencionales y orgánicos durante el ciclo de cultivo.
2. Identificar la interacción entre las poblaciones bacterianas y los parámetros de crecimiento de las plantas.
3. Identificar la interacción entre las poblaciones bacterianas del fruto, la calidad, fisiología poscosecha y vida de anaquel.

## V. METODOLOGÍA

### V.1 Cultivo hidropónico de tomate y sistemas de fertilización convencional y orgánico

El desempeño y rendimiento de las plantas, la fisiología poscosecha de los frutos y las comunidades bacterianas asociadas a plantas de tomate (*Solanum lycopersicum* cv. Merlice, De Ruiter Seeds, Países Bajos) tipo bola, se evaluaron en dos invernaderos hidropónicos comerciales, con sistemas de fertilización convencional y orgánico, del Centro de Investigación y Capacitación Koppert Rapel (CEICKOR) (20°42'22.5"N 99°56'27.6"W), durante el ciclo de producción 2019-2020. La germinación de las semillas se llevó a cabo empleando como medio de cultivo lana de roca comercial; 16 días después de la germinación, las plántulas fueron injertadas sobre la raíz del cultivar “Maxifort” (De Ruiter Seeds, Países Bajos). Dos semanas después, las plántulas injertadas fueron trasplantadas en cubos de sustrato comerciales a base de fibra de coco (dimensiones 110 cm x 20 cm x 12 cm; Galaku International, NSW, Australia).

Para el suministro de nutrimentos a las plantas en el sistema hidropónico convencional y orgánico, se emplearon sistemas de fertirriego; la solución de riego en el sistema convencional estuvo compuesta por  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  (123 g L<sup>-1</sup>),  $\text{CaCl}_2$  (9 g L<sup>-1</sup>),  $\text{Ca-EDTA}$  (2 g L<sup>-1</sup>),  $\text{KNO}_3$  (26 g L<sup>-1</sup>),  $\text{KCl}$  (5 g L<sup>-1</sup>),  $\text{K}_2\text{SO}_4$  (33 g L<sup>-1</sup>),  $\text{MgSO}_4$  (48 g L<sup>-1</sup>),  $\text{KH}_2\text{PO}_4$  (21 g L<sup>-1</sup>); además de una mezcla de los fertilizantes comerciales: Quelsel Mix (3.5 g L<sup>-1</sup>), Newquel Mn 13% (0.14 g L<sup>-1</sup>), Newquel Zn 14% (0.405 g L<sup>-1</sup>) y Quelsel Fe 6% (1 g L<sup>-1</sup>) (Diosol, Mexico). La solución de nutrimentos en el sistema orgánico incluyó  $\text{CaSO}_4$  (50 g L<sup>-1</sup>),  $\text{MgSO}_4$  (66 g L<sup>-1</sup>) y  $\text{K}_2\text{SO}_4$  (90 g L<sup>-1</sup>); adicionalmente, se agregó el fertilizante comercial Tierra Fertil 5-7-1 (55 mL L<sup>-1</sup>, Mar y Tierra, México).

Las soluciones de fertilización en el sistema convencional y orgánico se ajustaron para mantener la concentración de los siguientes compuestos: Ca (7.3 mmol L<sup>-1</sup>), Cl (9 mmol L<sup>-1</sup>), K (7 mmol L<sup>-1</sup>), Mg (2.8 mmol L<sup>-1</sup>),  $\text{NH}_4$  (0.8 mmol L<sup>-1</sup>),  $\text{NO}_3$  (12.5 mmol L<sup>-1</sup>),  $\text{PO}_4$  (2 mmol L<sup>-1</sup>), and  $\text{SO}_4^{2-}$  (3.4 mmol L<sup>-1</sup>); así como de los micronutrientes: B (90 μmol), Cu (1.3 μmol), Fe (44 μmol), Mn (13.3 μmol), Mo (1.0 μmol) y Zn (9.2 μmol). Adicionalmente, se

suplementó la fertilización convencional y orgánica con los siguientes aditivos comerciales: AgroClean (Koppert, Países Bajos), Amifol K (Tradecorp, México), Kumulus (BASF, México), MildStop (PHC, México), Serenade (Bayer CropScience, Alemania) y System Cu (Idai Nature, España), siguiendo las indicaciones de los fabricantes.

Los nutrientes y los aditivos empleados en el sistema de producción orgánico, se obtuvieron de proveedores registrados en el *Organic Material Review Institute* (recuperado de: <https://www.omri.org/omri-lists>; accesado en abril, 2023), el manejo integrado se llevó a cabo de acuerdo al *National Organic Program* (recuperado de: <https://www.ams.usda.gov/sites/default/files/media/Crop%20-%20Guidelines.pdf>; accesado en abril, 2023) de la USDA (United States Department of Agriculture, por sus siglas en inglés). El invernadero con sistema de producción de tomate orgánico hidropónico fue certificado por CCOF Certification Services, LLC (CA., EE.UU.); dicha empresa se encuentra enlistada en la *Organic Integrity Database* de la USDA (recuperado de: <https://organic.ams.usda.gov/integrity/>; accesado en abril, 2023). El invernadero con sistema de producción convencional de tomate fue certificado por GLOBAL G.A.P.

La temperatura y humedad relativa promedio diurna/nocturna dentro de los invernaderos fue de ~23/17 °C y ~86/92%, respectivamente. El ciclo de producción de frutos de tomate abarcó de la semana 1 (primera cosecha) a la semana 36 (última cosecha).

## **V.2 Evaluación del desempeño y rendimiento de plantas de tomate cultivadas en sistemas hidropónicos convencional y orgánico**

Se seleccionaron 10 plantas al azar en invernaderos hidropónicos con sistema convencional y orgánico (n =10, por grupo). A partir de la semana 1 de producción (primera cosecha), se registraron las mediciones de crecimiento (cm/semana), diámetro del tallo (mm/semana), largo (cm/semana) y número de hojas. Además, se evaluó el rendimiento semanal de las plantas de ambos sistemas, expresado como kg de frutos de tomate cosechados por m<sup>2</sup>. Al finalizar el ciclo de cultivo, se midió la longitud y el peso fresco de los tallos, desde la corona hasta la punta más alta de la planta.

El análisis estadístico de los resultados fue realizado con el programa StatView 5.0. Se empleó una prueba *t* de Student para las comparaciones de medias. El nivel de significancia establecido fue  $P \leq 0.05$ .

### **V.3 Evaluación de la composición nutricional, fisiología poscosecha y vida de anaquel de tomates producidos en sistemas convencional y orgánico**

La calidad y fisiología poscosecha de tomates convencionales y orgánicos se evaluó durante el almacenamiento de frutos a 12 °C. Los frutos de tomate fueron recolectados en los invernaderos de CEICKOR. Se cosecharon ~100 racimos de tomate cv. Merlice, de sistemas de producción convencional y orgánico. Este trabajo se realizó en colaboración con la Ing. Químico en Alimentos María Guadalupe Rendón Ducoing y la metodología y resultados fueron publicados en su tesis de Licenciatura (Rendón-Ducoing, 2022). Para este estudio, se colectaron racimos con frutos en estado de madurez 3 (*turning*), de acuerdo con el índice de color de la USDA (recuperado de: [https://www.ams.usda.gov/sites/default/files/media/ Tomato\\_Visual\\_Aids%5B1%5D.pdf](https://www.ams.usda.gov/sites/default/files/media/ Tomato_Visual_Aids%5B1%5D.pdf); accesado en abril, 2023). Los frutos seleccionados de cada sistema de producción (n = 45, por grupo) se pesaron individualmente y se almacenaron a 12 °C. La evaluación de la composición nutricional y fisiología poscosecha se realizó a los días 0, 4, 8, 12 y 16 (n = 9/día/grupo), de almacenamiento continuo a 12 °C (Rendón-Ducoing, 2022).

Para evaluar la composición nutricional de tomates convencionales y orgánicos, se determinaron el contenido de licopeno y vitamina C. Ambas determinaciones se realizaron siguiendo la metodología descrita anteriormente por Rendón-Ducoing, 2022, y se expresaron en mg de licopeno y mg de vitamina C por cada 100 g de piel de peso fresco, respectivamente.

Para evaluar la fisiología poscosecha de los tomates convencionales y orgánicos, se realizaron determinaciones de color, firmeza y pérdida de peso. Durante el almacenamiento se realizó la evaluación de color en tres puntos del diámetro ecuatorial de cada fruto, con el espectrofotómetro de reflectancia CM-600d (Konica Minolta, Japón). El valor de  $a^*$  se registró para analizar el cambio de color rojo de los frutos de tomate durante los días de

almacenamiento. El porcentaje de pérdida de peso (%PP) se estimó de acuerdo a la siguiente fórmula:  $\%PP = [(W_0 - W_f) / W_0] * 100$ ; donde  $W_0$  es el peso inicial (día 0) y  $W_f$  es el peso final del fruto (día 4, 8, 12 y 16) (Tolesa y Workneh, 2017). La firmeza de los frutos se determinó mediante pruebas de compresión empleando un texturómetro Brookfield CT3 (MA., EE.UU.). Los resultados de firmeza se expresaron en Newtons (N). Las especificaciones de estas determinaciones se encuentran descritas en la tesis recientemente publicada (Rendón-Ducoing, 2022).

Los datos obtenidos durante estos procedimientos fueron verificados, colectados y registrados en hojas de cálculo para su análisis estadístico y posterior uso en análisis de correlación. Los datos obtenidos de color, firmeza y porcentaje de pérdida de peso se sometieron a distintos análisis de coeficientes de correlación, como se describe más adelante. El análisis estadístico de los resultados fue realizado con el programa StatView 5.0. Se empleó una prueba *t* de Student para las comparaciones de medias. El nivel de significancia establecido fue  $P \leq 0.05$ .

## **V.4 Análisis metagenómico de la diversidad bacteriana asociada a plantas y frutos de tomate producidos en sistemas hidropónicos convencional y orgánico**

### **V.4.1 Preparación de muestras**

La diversidad bacteriana de plantas de tomate se evaluó mediante tres muestreos independientes. Durante el ciclo de producción 2019-2020, en las semanas 1, 18 y 36 del periodo de cosecha, se colectaron muestras de sustratos ( $n = 12$ ), raíces ( $n = 12$ ) y frutos ( $n = 12$ ) en estado de madurez 3 (*turning*), en el invernadero convencional y orgánico. Las muestras de sustrato fueron colectadas a una distancia  $>1$  cm de las raíces, como se ha descrito anteriormente (Grunert et al., 2019, 2020). Las muestras de raíces se colectaron a una distancia  $\sim 10$  cm del tallo y las partículas de suelo adheridas a las raíces se retiraron (Allard et al., 2016; Grunert et al., 2019; Vargas et al., 2021). Una muestra de frutos estuvo

constituida por tres tomates en estado de madurez 3, como se describe en la sección V.3. Todas las muestras fueron colectadas asépticamente y transportadas al laboratorio (~4 °C). Las 36 muestras de sustratos, raíces y frutos, obtenidas de cada sistema de fertilización fueron procesadas como muestras compuestas (3 muestras individuales = 1 muestra compuesta) (**Tabla 3**). Las muestras compuestas (n = 12/nicho/tipo de fertilización) fueron sometidas al proceso de extracción de ADN total.

**Tabla 3.** Número de muestras colectadas para el análisis de diversidad bacteriana en sustratos, raíces y frutos de tomate

		Semana de producción			
		1	18	36	
Tipo de fertilización	Nicho	Muestras compuestas <sup>1</sup>			Total de muestras
Convencional	Sustratos	4	4	4	12
	Raíz	4	4	4	12
	Frutos	4	4	4	12
Orgánico	Sustratos	4	4	4	12
	Raíz	4	4	4	12
	Frutos	4	4	4	12
		<b>Total<sup>2</sup></b>			<b>72</b>

<sup>1</sup>Muestras colectadas de cada sistema de fertilización fueron procesadas como muestras compuestas (3 muestras individuales = 1 muestra compuesta).

<sup>2</sup>Total de muestras procesadas para secuenciación masiva del gen *16S rRNA*.



#### **V.4.2 Extracción y cuantificación de ADN total**

Se obtuvieron un total de 72 muestras para análisis de la diversidad microbiana (**Tabla 3**), las cuales se sometieron al proceso de extracción de ADN, amplificación por PCR y secuenciación del gen *16S rRNA*. Las muestras de sustrato (1.0 g), raíz (1.0 g) y fruto (n = 3) fueron sometidos a un lavado y masajeado manual por ~1 min con agua destilada estéril (1.0, 1.0, y 3.0 ml, respectivamente) para obtener las poblaciones microbianas asociadas (Allard et al., 2016, 2020; Ottesen et al., 2013). Los lavados se sometieron a centrifugación a 8,000 × g durante 1 min y los pellets obtenidos (~250 mg) se sometieron al proceso de extracción de ADN con el kit comercial ZymoBIOMICS® DNA Miniprep kit (Zymo Research, CA., EE. UU.), en el que se emplean métodos de lisis celular físicos y químicos. La calidad e integridad del ADN obtenido se determinó con un espectrofotómetro de UV Vis NanoDrop™ 2000 (Thermo Fisher Scientific™, MA., EE. UU.) y por medio de electroforesis con geles de integridad (1% agarosa). Las muestras de ADN obtenidas fueron diluidas a 5 ng/μL y almacenadas a -20 °C.

#### **V.4.3 Preparación de librerías y secuenciación masiva del gen *16S rRNA***

La amplificación y secuenciación masiva de la región variable V3-V4 del gen *16S rRNA* (~460 bp), se realizó con los iniciadores *Quick-16S™* Primer Set V3-V4 (Zymo Research, CA., EE. UU.). Las librerías se generaron con el kit comercial *Quick-16S™* NGS Library Prep Kit (Zymo Research, CA., EE. UU.). Para disminuir la formación de quimeras y cuantificar los productos finales, las reacciones de amplificación de la región V3-V4 se realizaron en equipos de PCR en tiempo real (qPCR). Posteriormente, se añadieron códigos de barras, secuencias únicas de ~8 bp, (*barcodes*, en inglés) a cada muestra y se mezclaron las librerías de ADN a una concentración equimolar. Las mezclas generadas se sometieron a procesos de purificación con el kit *Select-a-Size* DNA Clean & Concentrator™ (Zymo Research, CA., EE. UU.) y cuantificación con las plataformas TapeStation® (Agilent Technologies, CA., EE. UU.) y Qubit® (Thermo Fisher Scientific™, MA., EE. UU.). Finalmente, las librerías generadas se sometieron al proceso de secuenciación por síntesis en

la plataforma Illumina MiSeq® (Illumina®, CA., EE. UU.); se emplearon controles negativos y una comunidad microbiana estándar (ZymoBIOMICS® Microbial Community DNA Standard, CA., EE. UU.) como control positivo en todas las reacciones. Las muestras de ADN fueron procesadas a través del servicio de secuenciación de ZymoBIOMICS™: *Targeted Metagenomic Sequencing* (Zymo Research, CA., EE. UU.) (Can-Herrera et al., 2021; Çelik et al., 2021; Piraine et al., 2021; Puón-Peláez et al., 2020).

#### **V.4.4 Análisis bioinformático y asignación taxonómica**

Los archivos con las secuencias obtenidas se procesaron para remover los códigos de barras añadidos durante la preparación de las librerías, proceso conocido como *demultiplexing*. Después, se realizó el proceso de recorte (*trimming*) para retirar las secuencias de los iniciadores empleados (*forward*: 16 pb; *reverse*: 24 pb) y obtener secuencias del mismo tamaño (~320 bases), utilizando el software de análisis de Illumina (Del Fabbro et al., 2013). Las secuencias resultantes fueron separadas en archivos FASTQ y se procesaron con el paquete DADA2 (Callahan et al., 2016) para eliminar las secuencias quiméricas e inferir las secuencias variantes de amplicones (*Amplicon Sequence Variants*; ASV, por sus siglas en inglés) (Callahan et al., 2017). Los ASV se definen con base en diferencias de un sólo nucleótido en las secuencias analizadas; y se han empleado recientemente en estudios metagenómicos como alternativa a la Unidad Taxonómica Operativa (OTU, por sus siglas en inglés) (Abellan-Schneyder et al., 2021; Callahan et al., 2017).

La asignación taxonómica de los ASVs a nivel de familia se realizó con la herramienta Uclust del programa QIIME v.1.9.1 (Caporaso et al., 2010), con la base de datos de referencia de Zymo Research Database, diseñada y curada manualmente (Can-Herrera et al., 2021; Çelik et al., 2021; Piraine et al., 2021; Puón-Peláez et al., 2020).

#### **V.5 Identificación de la microbiota central, diversidad bacteriana y análisis estadístico**

La identificación de la microbiota central de frutos, raíces y sustratos se realizó empleando la abundancia relativa y el porcentaje de ocurrencia con valores de corte  $\geq 1\%$  y  $\geq 50\%$ ; respectivamente, como se ha descrito anteriormente (Neu et al., 2021). La estimación de la

abundancia relativa de bacterias en todas las muestras se llevó a cabo con ensayos de PCR cuantitativa (qPCR) dirigidos a la amplificación y cuantificación absoluta del número de copias del gen *16S rRNA*. Para este fin, se realizó una curva estándar de cuantificación con ADN estándar plasmídico de concentraciones conocidas (Galazzo et al., 2020). El número total de copias del gen *16S rRNA* se estimó utilizando la siguiente fórmula: número de copias = [concentración ADN (ng) x número de Avogadro ( $6.022 \times 10^{23}$ )] / [tamaño de genoma estimado ( $4.64 \times 10^6$  bp) x peso molecular ADN (660 g/mol/pb)] (Abellan-Schneyder et al., 2021; Nathani et al., 2013; S. Takahashi et al., 2014; Větrovský & Baldrian, 2013).

Se estimó la abundancia relativa a nivel taxonómico de familia y se realizaron análisis de diversidad alfa mediante los índices de riqueza (*richness*), índice Simpson y equidad (*evenness*). Para comparar el perfil bacteriano de las muestras obtenidas de ambos sistemas de fertilización, se estimó la diversidad beta a través del índice Bray-Curtis e índice Jaccard (Bray & Curtis, 1957; Jaccard, 1912). La similitud de los perfiles bacterianos en frutos, raíces y sustratos se estimó a través de análisis multivariados de Componentes Principales (PCA) (Sudarikov et al., 2017).

Se identificaron potenciales marcadores bacterianos en muestras de frutos, raíces y sustratos del sistema de fertilización convencional y orgánico; para este fin se empleó el análisis discriminante lineal (LDA, por sus siglas en inglés) con efecto de tamaño (*effect size*) (LEfSe, por sus siglas en inglés). En conjunto, estos análisis permiten explicar las diferencias entre los tratamientos e identificar la consistencia estadística y relevancia biológica mediante el análisis de la abundancia de las poblaciones (Segata et al., 2011). El análisis LDA-LEfSe se llevó a cabo utilizando la opción *all-against-all*, el cálculo del valor LDA se estimó después de 200 réplicas *bootstrap* y el nivel de significancia establecido fue  $\leq 0.05$ . Se estableció un valor de corte de LDA  $\geq 4.0$  (Segata et al., 2011).

La estimación de la diversidad alfa, beta y los análisis de componentes principales se realizaron con el programa estadístico PAST versión 4.03 (Hammer et al., 2001). Los resultados fueron analizados mediante la prueba *t* de Student y prueba de Fisher's utilizando el programa StatView 5.0.1. El nivel de significancia establecido fue  $P \leq 0.05$ .

## **V.6 Cuantificación absoluta de *Enterobacteriaceae* en frutos de tomate convencional y orgánico**

Con la finalidad de corroborar los resultados obtenidos del análisis metagenómico de poblaciones bacterianas, se realizaron ensayos de PCR cuantitativa (qPCR). A través de un muestreo independiente, se colectaron muestras de frutos en estado de madurez 3 (*turning*) del sistema de fertilización convencional y orgánico de un ciclo de cultivo distinto. El DNA fue obtenido como se describió anteriormente y fue sometido a la cuantificación de *Enterobacteriaceae* a través de un ensayo de qPCR. Los iniciadores dirigidos a la amplificación y cuantificación del gen *16S rRNA* de miembros de la familia *Enterobacteriaceae* con la mayor cobertura y especificidad fueron identificados en un estudio previo (Resendiz-Nava et al., 2022).

Las reacciones de qPCR consistieron en: 5 µL de polimerasa Takara SYBR® Premix Ex Taq™ (Takara Bio USA, Inc.), 0.68 µL de cada iniciador (1.0 µM) (F: 5'-GGGGATAACYACTGGAAACGGTRGC-3'; R: 5'-GCATGGCTGCATCAGGSTTKC-3'), 0.85 µL de suero de albumina bovino (BSA, por sus siglas en inglés) (Bioline, London, UK) y 10.0 ng del ADN obtenido a partir de muestras de frutos convencionales y orgánicos.

El protocolo de amplificación fue estandarizado y consistió en una desnaturalización inicial de 1 min a 95 °C, seguido de 35 ciclos de desnaturalización a 95 °C por 30 s, alineación de 60 °C por 30 s, una extensión a 72 °C por 30 s, y una extensión final a 72 °C por 2 min. Se construyó una curva estándar con diluciones seriadas a partir de ADN extraído de cepas de referencia, pertenecientes a la familia *Enterobacteriaceae* (ATCC 11229).

## **V.7 Análisis de interacción entre poblaciones bacterianas con parámetros productivos y fisiología de los frutos**

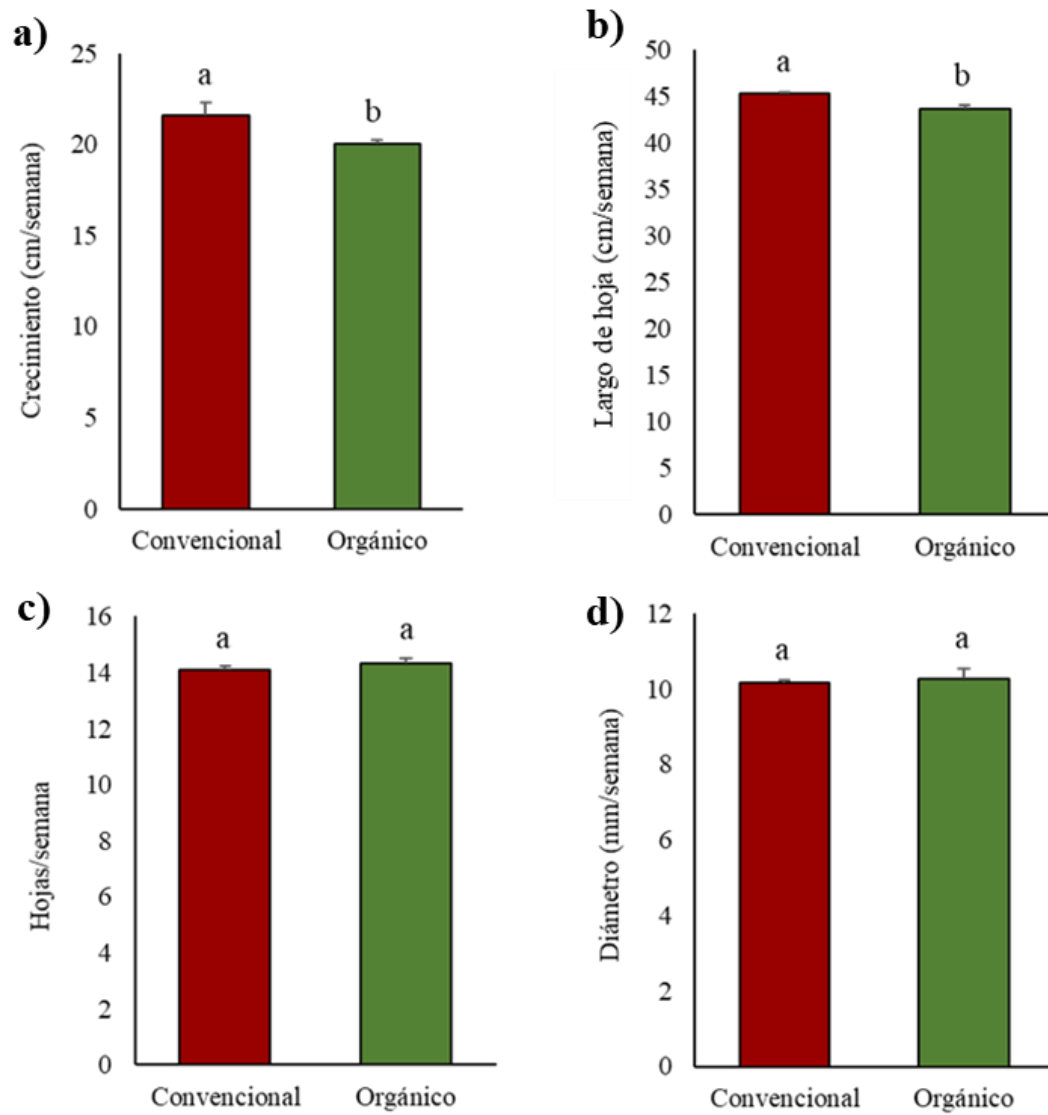
Para identificar potenciales interacciones entre las poblaciones bacterianas y los parámetros de productivos y fisiológicos del cultivo, se estimaron coeficientes de correlación de Pearson (Akoglu, 2018). Las potenciales interacciones entre poblaciones bacterianas y parámetros de calidad del fruto se establecieron a través de análisis de correlación con métodos no paramétricos para variables ordinales. Estos métodos estadísticos se emplearon debido a que las técnicas de muestreo, para análisis de calidad y poblaciones bacterianas de los frutos, son métodos destructivos, por lo tanto, se requieren muestras independientes; además, los resultados de estas determinaciones presentan una alta variabilidad. Basado en estas premisas, se calcularon los coeficientes de correlación no paramétrica de Spearman's (Rho de Spearman,  $r_s$ ) y Kendall ( $\tau$ ), con análisis de permutación comparando todas las combinaciones posibles de los valores obtenidos. Se consideraron correlaciones débiles, moderadas y fuertes cuando los valores de los coeficientes fueron de  $>0.3 - <0.5$ ,  $>0.5 - >0.7$ , y  $>0.7$ ; respectivamente (Neubauer et al., 2020; Weiss et al., 2016). Todos los análisis de correlación se llevaron a cabo con el programa PAST versión 4.03 (Hammer et al., 2001), usando un nivel de significancia de  $P \leq 0.05$ .

## VI. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

### VI.1 Evaluación del desempeño y rendimiento de plantas de tomate cultivadas en sistemas hidropónicos convencional y orgánico

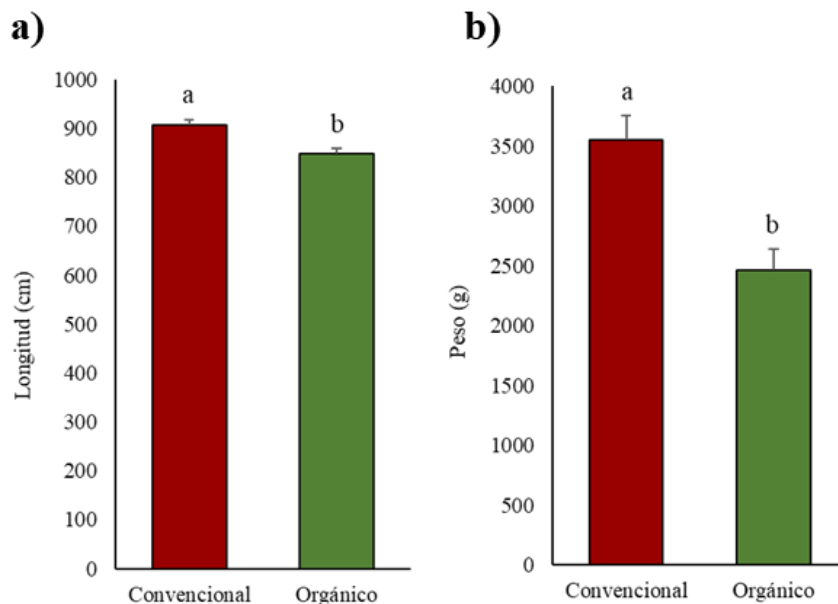
Los resultados del análisis de desempeño de las plantas revelaron que el promedio del crecimiento semanal (**Fig. 4a**) y el largo de las hojas (**Fig. 4b**) fue mayor ( $P \leq 0.05$ ) en plantas cultivadas en el invernadero hidropónico convencional (21.6 cm/semana y 45.3 cm/semana, respectivamente), comparadas con las del invernadero orgánico (20 cm/semana y 43.6 cm/semana, respectivamente) durante el ciclo de cultivo 2019-2020. Sin embargo, este patrón de desempeño no se observa en el número de hojas (**Fig. 4c**) y en el diámetro del tallo (**Fig. 4d**) ( $P > 0.05$ ). Al finalizar el ciclo de cultivo, se midió la longitud y el peso fresco de los tallos. Los resultados de este análisis indican que los tallos del invernadero convencional tienen mayor ( $P \leq 0.05$ ) longitud (905.9 cm) (**Fig. 5A**) y peso fresco (3550.4 g) (**Fig. 5B**) que los tallos de las plantas cultivadas en el invernadero orgánico (848.0 cm y 2466.2 g, respectivamente) ( $P > 0.05$ ). Otros trabajos también han documentado que en sistemas convencionales, el crecimiento de la planta y el área de las hojas es mayor comparado con sistemas orgánicos (Bettioli et al., 2004; Ronga et al., 2015); esto puede estar asociado a deficiencias en la disponibilidad y absorción de nutrientes en plantas con fertilización orgánica (Bettioli et al., 2004; Ronga et al., 2015).

El presente estudio también reveló que, en el invernadero convencional, el rendimiento promedio semanal por planta fue mayor ( $1.6 \text{ kg/m}^2$ ) ( $P \leq 0.05$ ), comparado con el invernadero orgánico ( $1.3 \text{ kg/m}^2$ ) (**Fig. 6**). Diversos autores también han demostrado que el rendimiento por planta ( $\text{kg/m}^2$ ) es superior en los invernaderos convencionales (Mubarak et al., 2019; Riahi et al., 2009), y sugieren que esto se puede atribuir al tipo de nutrientes que se pueden suministrar, así como a los métodos de control de plagas y patógenos en los sistemas convencionales (Mitchell et al., 2007; Riahi et al., 2009). Actualmente, se están realizando estudios en nuestro grupo de investigación para identificar las causas de estas deficiencias en el sistema de producción orgánico.



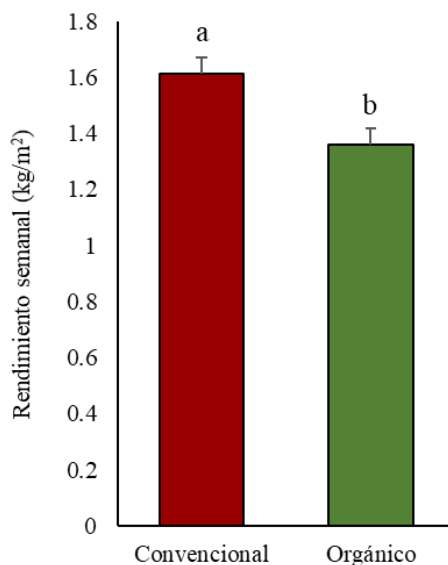
**Figura 4. Evaluación del desempeño de las plantas de tomate en sistemas hidropónicos convencional y orgánico. a)** estimación del crecimiento, **b)** largo de las hojas, **c)** número de hojas y **d)** diámetro de los tallos de plantas de tomate. Los datos se presentan como medias  $\pm$  error estándar; letras diferentes indican diferencias significativas: prueba *t* de Student ( $P \leq 0.05$ ,  $n = 10$ ).

Otros autores sugieren que las diferencias en el desempeño y rendimiento podría estar asociado a las comunidades bacterianas que colonizan la rizósfera de las plantas. Por ejemplo, un estudio reciente demostró que el rendimiento (kg de frutos/m<sup>2</sup>) es mayor ( $P \leq 0.001$ ) en cultivos hidropónicos con fertilización sintética (convencional), comparado con la fertilización orgánica; este efecto está asociado al incremento en la abundancia de los géneros bacterianos *Devosia*, *Mycoplasma*, *Nocardioides* y *Rhizomicrobium* (Grunert et al 2020). Estos datos sugieren que el tipo de fertilización (orgánico y convencional), impacta el desempeño, rendimiento y las comunidades microbianas de plantas de tomate cultivadas en sistemas hidropónicos.



**Figura 5. Evaluación del crecimiento de las plantas al finalizar el ciclo del cultivo.** Estimaciones de **a)** longitud y **b)** peso fresco de los tallos de plantas cultivadas en sistema convencional y orgánico. Los datos se presentan como medias  $\pm$  error estándar; letras diferentes indican diferencias significativas: prueba t de Student ( $P \leq 0.05$ ,  $n = 10$ ).





**Figura 6. Rendimiento semanal por planta en el sistema convencional y orgánico.** Los datos se presentan como medias  $\pm$  error estándar; letras diferentes indican diferencias significativas: prueba *t* de student ( $P \leq 0.05$ ,  $n = 10$ ).

## **VI.2 Evaluación de la composición nutricional, fisiología poscosecha y vida de anaquel de tomates producidos en sistemas convencional y orgánico**

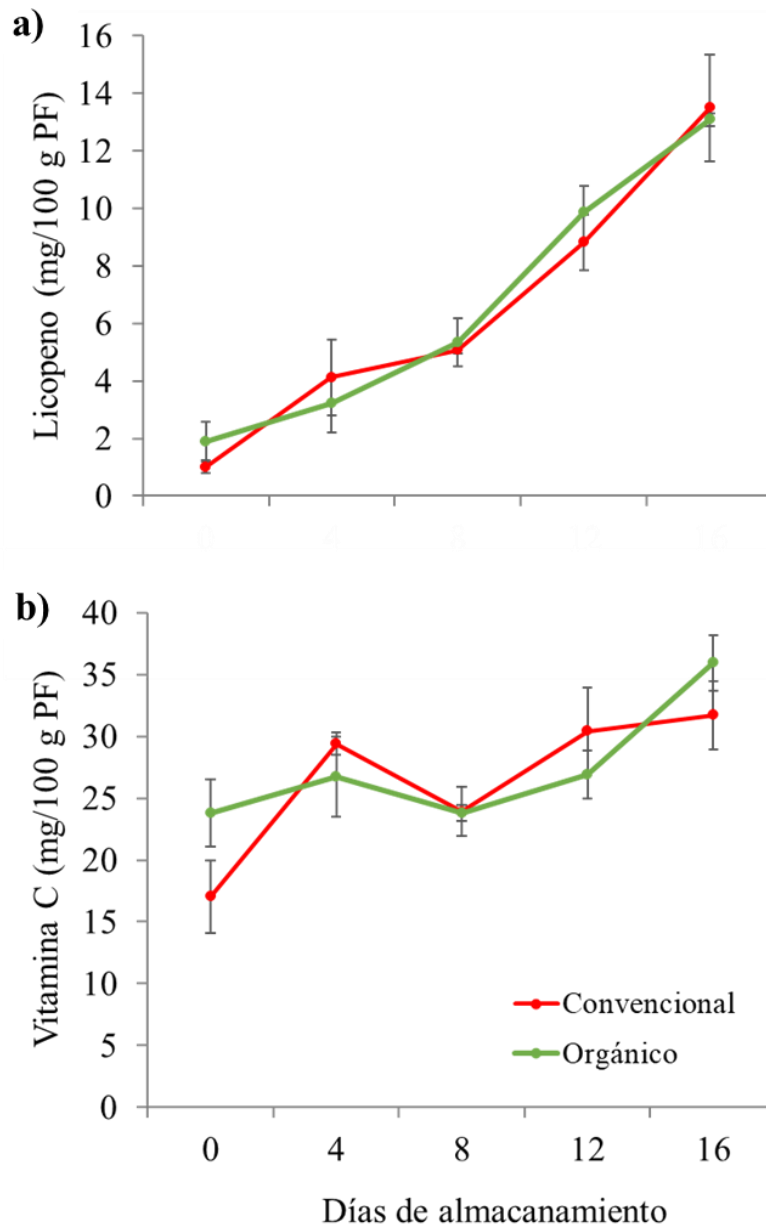
Los resultados obtenidos durante los trabajos en colaboración con la Ing. Químico en Alimentos Rendón-Ducoing fueron registrados y analizados para llevar a cabo estudios de correlación entre parámetros de calidad poscosecha de los frutos y poblaciones bacterianas.

### **VI.2.1 Composición nutricional**

La composición nutricional de los frutos se evaluó mediante el contenido de licopeno y vitamina C. El contenido de licopeno aumenta durante el almacenamiento poscosecha de frutos de tomate a 12 °C, y se atribuye al aumento del catabolismo de carbohidratos durante la maduración; en el cual se produce gliceraldehído-3-fosfato, que es el precursor inicial del licopeno (Nisar et al., 2015). Por otra parte, el contenido de vitamina C está asociado a la producción de ácido D-galacturónico, el cual se sintetiza a partir de la degradación de pectina de pared celular del tomate durante su maduración (Di Matteo et al., 2010).

En el presente trabajo se observó que durante el almacenamiento poscosecha a 12 °C, los tomates convencionales y orgánicos cv. Merlice poseen niveles similares ( $P > 0.05$ ) de licopeno y vitamina C (**Fig. 7**). Estos resultados contrastan con otros reportes que indican que los tomates orgánicos poseen niveles más altos de licopeno (>11%) y vitamina C (>55%) en 3 estados de madurez; *green*, *breaker* y *red*, comparado con los tomates convencionales (Oliveira et al., 2013; Sharpe et al., 2020). Estas discrepancias podrían estar asociadas al sistema de cultivo empleado; ya que plantas cultivadas en suelo a campo abierto bajo un sistema de producción orgánico, se observa un aumento en los niveles de estrés oxidativo y síntesis de metabolitos secundarios como la vitamina C (Sharpe et al., 2020). Se requieren estudios adicionales para identificar el impacto de la fuente de nutrimentos, convencional y orgánico, sobre la concentración de licopeno y vitamina C en frutos de tomate.

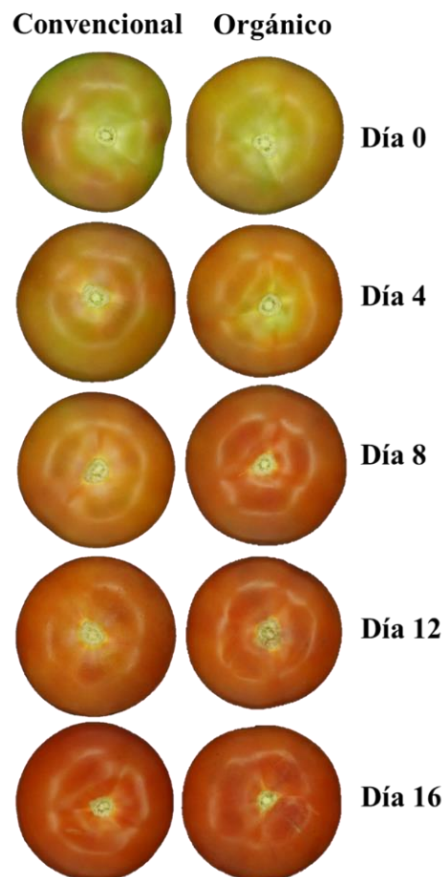
Hasta nuestro mejor conocimiento, los resultados del presente trabajo son los primeros datos poscosecha donde se comparan los niveles de licopeno y vitamina C entre tomates convencionales y orgánicos producidos bajo un sistema hidropónico en agricultura protegida.



**Figura 7. Cambios en el contenido de licopeno (a) y vitamina C (b) de tomates convencionales y orgánicos.** Los resultados están expresados como mg/100 g de peso fresco (PF). Los datos se presentan como medias  $\pm$  error estándar. Análisis estadístico entre grupos (convencional y orgánico) realizado con la prueba *t* de Student ( $P > 0.05$ ).

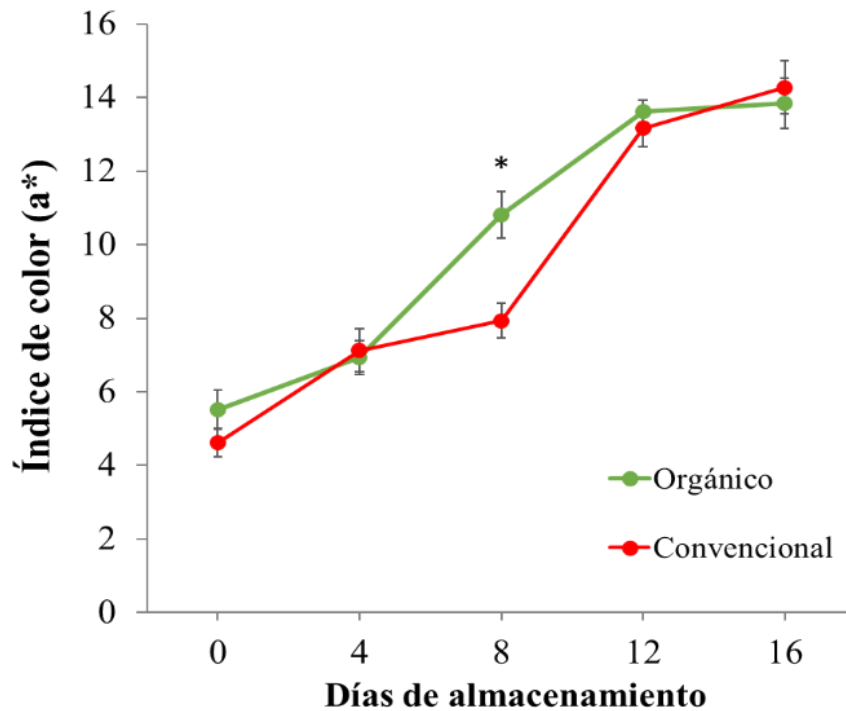
### VI.2.2 Fisiología poscosecha y vida de anaquel

El estudio de la fisiología poscosecha de tomates hidropónicos convencionales y orgánicos, reveló que al final (16 días) del almacenamiento a 12 °C, no se observaron diferencias ( $P > 0.05$ ) en la evolución del color rojo, expresado como índice  $a^*$  (**Fig. 8 y 9**); sin embargo, al día 8 de almacenamiento se observó mayor ( $P \leq 0.05$ ) índice de color rojo en los frutos orgánicos, lo que sugiere un aumento en la tasa de maduración del fruto (Salas-Méndez et al., 2019). Estos resultados contrastan con las observaciones de color reportadas tomate cv. *Vesuvian Piennolo* (Caruso et al., 2019); sugiriendo que los tomates orgánicos poseen menor índice de color rojo en el estado 6 de madurez (*red*).



**Figura 8. Apariencia visual de tomates cv. Merlice.** Frutos cosechados de los sistemas hidropónicos convencional y orgánico, durante el almacenamiento poscosecha durante 16 días a 12 °C.

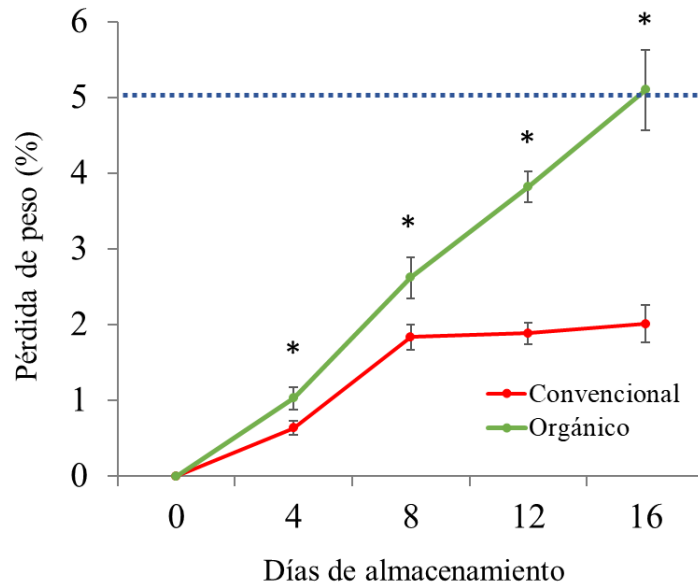
Otros trabajos han reportado valores comparables de color rojo ( $a^*$ ) entre frutos convencionales y orgánicos (Chassy et al., 2006; Pieper y Barrett, 2009). Hasta nuestro mejor conocimiento, este sería el primer reporte de la evolución del color de tomates cosechados en sistemas hidropónicos convencionales y orgánicos durante su almacenamiento poscosecha.



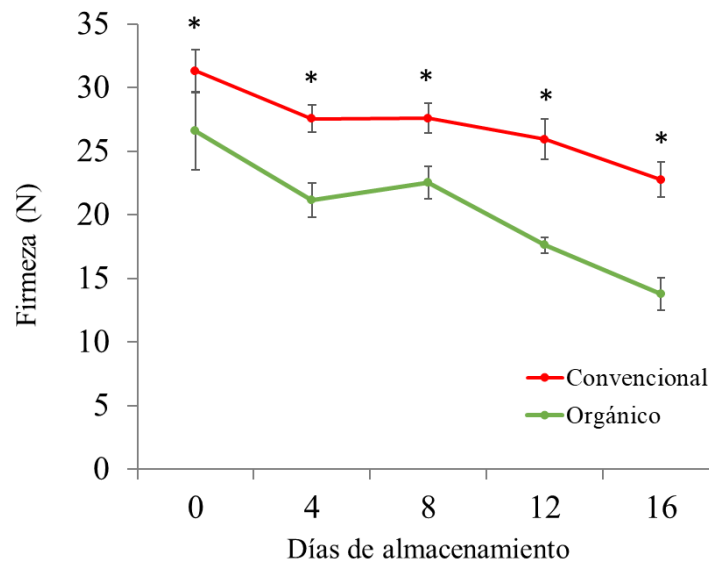
**Figura 9. Evolución del color ( $a^*$ ) durante el almacenamiento poscosecha de tomate orgánico y convencional.** Los datos se presentan como medias  $\pm$  error estándar. El asterisco (\*) indica diferencias significativas: prueba  $t$  de Student ( $P \leq 0.05$ ).

Por otra parte, la pérdida fisiológica de peso durante el almacenamiento de los frutos, es consecuencia de la disminución en el contenido de agua, debido al proceso de transpiración de los frutos (Salas-Méndez et al., 2019). Este parámetro es considerado uno de los principales indicadores para evaluar la calidad comercial de los frutos de tomate (Salas-Méndez et al., 2019). El presente trabajo reveló que al día 16 de almacenamiento, los tomates orgánicos perdieron 2.5 veces más ( $P \leq 0.05$ ) peso que los frutos cosechados del sistema convencional (**Fig. 10**). Frutos con pérdidas de peso  $>5\%$  se consideran de calidad comercial no aceptable (Salas-Méndez et al., 2019). Basado en este parámetro comercial, la vida de anaquel estimada de los tomates orgánicos cultivar Merlice, fue de 16 días, a partir de la cosecha de los frutos en estado de madurez 3 (*turning*) (**Fig. 10**).

La firmeza de los frutos de tomate disminuye durante el almacenamiento poscosecha, condición asociada al aumento de la pérdida de peso (Salas-Méndez et al., 2019). Esta condición se observó al final del periodo de almacenamiento (16 días); el tomate convencional tuvo una disminución, en promedio, del 27% en la firmeza; mientras que, en los tomates orgánicos, la firmeza disminuyó, en promedio, 48% (**Fig. 11**). Estos resultados sugieren que, bajo las condiciones de este estudio, los tomates producidos en el sistema hidropónico orgánico poseen una menor vida de anaquel.



**Figura 10. Evolución de la pérdida fisiológica de peso durante el almacenamiento de tomate orgánico y convencional.** La línea punteada azul indica el valor de referencia (5% de pérdida de peso) correspondiente a calidad comercial no aceptable de los frutos. Los datos se presentan como medias  $\pm$  error estándar. Los asteriscos (\*) indican diferencias significativas: prueba *t* de Student ( $P \leq 0.05$ ) ( $n = 9$ ).



**Figura 11. Evolución de la pérdida de firmeza durante el almacenamiento de tomate orgánico y convencional.** La firmeza se expresa en Newtons (N). Los datos se presentan como medias  $\pm$  error estándar. Los asteriscos (\*) indican diferencias significativas: prueba *t* de Student ( $P \leq 0.05$ ) ( $n = 9$ ).

Estos resultados son comparables con otros estudios que indican que la firmeza de los tomates orgánicos en estado de madurez comercial (*fully red*), es hasta 32% menor que la de los tomates cosechados en el sistema convencional (Barrett et al., 2007; Riahi et al., 2009).

En conjunto, estos datos sugieren que los tomates orgánicos poseen un patrón más acelerado de pérdida de peso y firmeza. Estos procesos fisiológicos están asociados a un incremento en la producción de etileno, tasas de respiración, transpiración y actividad de enzimas de degradación de pared celular (Salas-Méndez et al., 2019; L. Yang et al., 2017). En este contexto, diversos estudios han documentado que miembros de las familias bacterianas *Cellvibrionaceae*, *Enterobacteriaceae*, *Pseudomonadaceae*, y *Xanthomonadaceae* son productores de enzimas degradadoras de pared celular, como pectato liasas, poligalacturonasas y pectín esterases (Abbott & Boraston, 2008; DeBoy et al., 2008; Hugouvieux-Cotte-Pattat et al., 2014; Tayi et al., 2016). La abundancia de estas poblaciones bacterianas en frutos de tomate es de gran interés, ya que podrían contribuir a la degradación de la pared celular de los frutos, disminuyendo su firmeza y vida de anaquel (Marín-Rodríguez et al., 2002).

### VI.3 Microbiota central y diversidad bacteriana de plantas de tomate cultivadas en sistema hidropónico

Mediante la técnica de secuenciación metagenómica, se obtuvieron y analizaron un total de 1,984,561 secuencias del gen *16S rRNA* de alta calidad, procedentes de muestras de sustratos, raíces y frutos (**Tabla 4**).

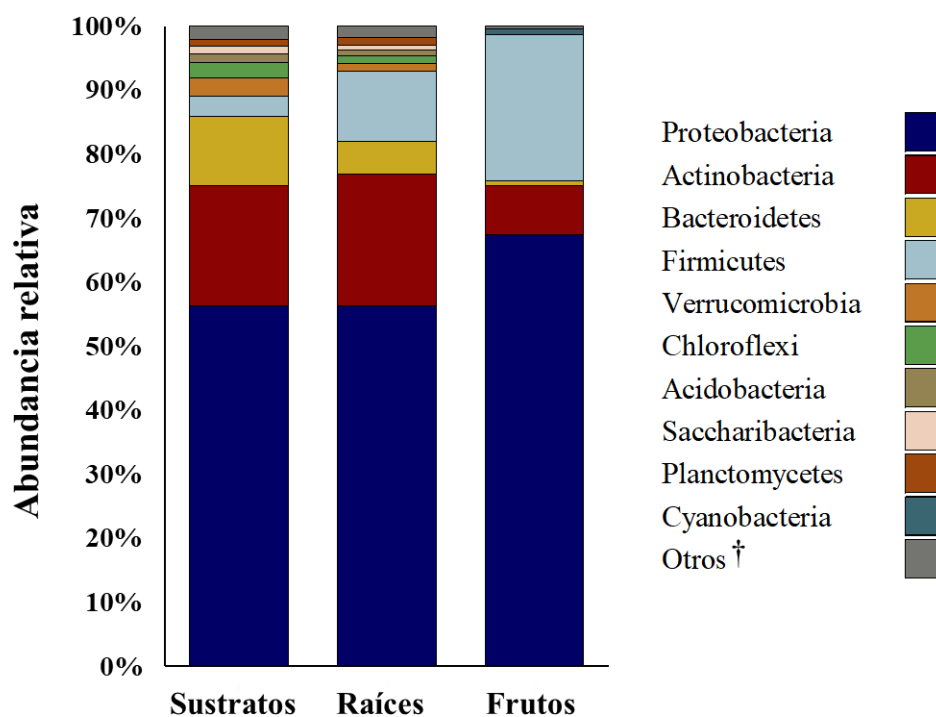
**Tabla 4.** Distribución del número de secuencias de genes *16S rRNA* obtenidas de sustratos, raíces y frutos de tomate.

Muestra	Número de secuencias
Sustratos	613,355
Raíz	635,779
Frutos	735,427



La microbiota central de los sustratos, raíces y frutos estuvo constituida por nueve, siete y tres filos bacterianos, respectivamente; de estos, el filo Proteobacteria fue el grupo bacteriano más abundante en todos los nichos: sustratos (56.2%), raíces (56.3%), y frutos de tomate (67.5%) (**Fig. 12**). Numerosos estudios han observado resultados similares en plantas de tomate cultivadas en suelo y en sistemas hidropónicos (Allard et al., 2018; Anzalone et al., 2022; Cheng et al., 2020; Escobar-Rodríguez et al., 2021; Gorrasi et al., 2022; Readyhough et al., 2021). En conjunto, estos datos sugieren que, independientemente del sistema de cultivo, las plantas de tomate han desarrollado una interacción biológica importante con miembros del filo Proteobacteria. Interesantemente, miembros de este filo poseen capacidades genéticas y metabólicas que les permiten colonizar ambientes bajos en nutrientes, tener altas tasas de replicación y adaptabilidad en condiciones de estrés; estas características están asociadas a su éxito colonizando tejidos de plantas (Ikeda-Ohtsubo et al., 2018). Además, análisis filogenéticos han demostrado que este grupo bacteriano posee genes asociados a la síntesis de nitrogenasas y pirroloquinolina quinona, las cuales participan en rutas metabólicas de fijación del nitrógeno y solubilización de fosfatos; respectivamente (Bruto et al., 2014). En conjunto, estos datos sugieren que miembros del filo Proteobacteria poseen funciones asociadas a los grupos bacterianos conocidos como bacterias promotoras del crecimiento en plantas (BPCP), estos datos corroboran que Proteobacteria es un grupo bacteriano fundamental de la microbiota central de las plantas de tomate.

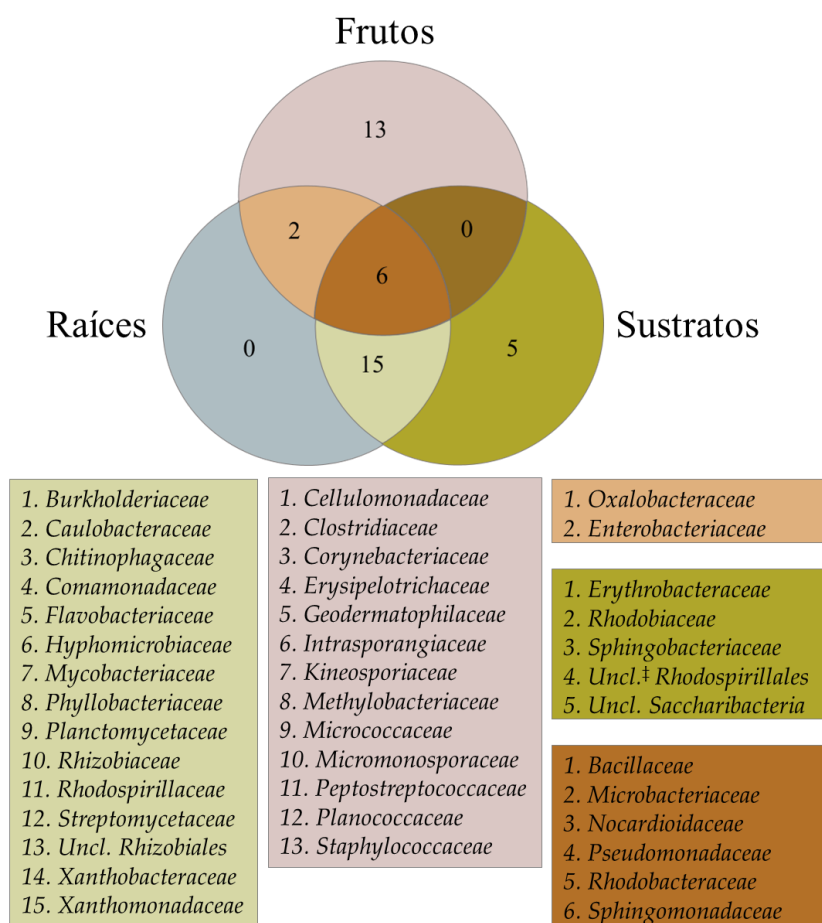
Además, los resultados de este estudio revelan que la microbiota central de la planta de tomate en ambos sistemas de fertilización estuvo constituida por 26, 23, y 21 familias bacterianas en sustratos, raíces y frutos; respectivamente. La presencia de estos grupos bacterianos se ha observado en estudios previos, con plantas cultivadas en suelo y en hidroponía (Allard et al., 2016; Escobar-Rodríguez et al., 2021; Grunert et al., 2020; Ottesen et al., 2013).



**Figura 12. Microbiota central de plantas de tomate a nivel taxonómico de filo.** Abundancia relativa de los principales filos que componen sustratos, raíces y frutos de tomate en sistemas de cultivo hidropónico. †Otros; familias con <1% de abundancia relativa. (n = 24/nicho).

Interesantemente, se identificaron 6 familias bacterianas, *Bacillaceae*, *Microbacteriaceae*, *Nocardioidaceae*, *Pseudomonadaceae*, *Rhodobacteraceae* y *Sphingomonadaceae* que se compartieron en los 3 nichos evaluados; estos resultados sugieren la existencia de comunidades bacterianas altamente conservada en plantas de tomate, independientemente del tipo de fertilización empleada (**Fig. 13**).

Miembros de la microbiota central, son considerados como BPCP; por ejemplo, *Bacillaceae* y *Pseudomonadaceae* producen metabolitos secundarios como policétidos y pioverdinas asociadas a la defensa contra fitopatógenos y al aumento en la absorción de nutrimentos en la planta; respectivamente (Singh et al., 2022; Wei et al., 2019).



**Figura 13. Diagrama de Venn representando la microbiota central de plantas de tomate cultivadas en sistema hidropónico.** Colores diferentes indican familias bacterianas únicas y compartidas entre sustratos, raíces y frutos de tomate. ‡No clasificadas. (n = 24/nicho).

Por otra parte, miembros de la familia *Microbacteriaceae* producen 1-aminociclopropano-1-carboxilato (ACC) deaminasa, una enzima que inhibe la síntesis del etileno en raíces y frutos (Samayoa et al., 2020). El incremento en la síntesis de etileno está asociado a altos niveles de estrés en plantas y frutos (Samayoa et al., 2020), por lo que se sugiere la inoculación de bacterias productoras de ACC deaminasa como estrategia biotecnológica para disminuir las tasas de producción de etileno en plantas y frutos de tomate (Glick, 2014).

Además, miembros de la familia *Sphingomonadaceae* poseen repertorios genéticos asociados a la producción de enzimas de degradación de pesticidas sintéticos empleados en la

agricultura intensiva, como los compuestos organoclorados (Pearce et al., 2015; Zhao et al., 2017). Estudios recientes han demostrado que algunos géneros que componen a las familias *Nocardioideaceae* y *Rhodobacteraceae* secretan fitohormonas como giberelinas y ácido indol acético, las cuales están asociadas a modificaciones en la estructura radicular y con esto incrementar la adquisición de nutrimentos y agua (Azaroual et al., 2022; Kang et al., 2022; Y. Wang et al., 2022). En conjunto, estos estudios sugieren que la microbiota central de las plantas de tomate puede influir en su desarrollo, la resistencia a enfermedades y su productividad; sin embargo, es necesario llevar a cabo estudios adicionales para corroborar esta información.

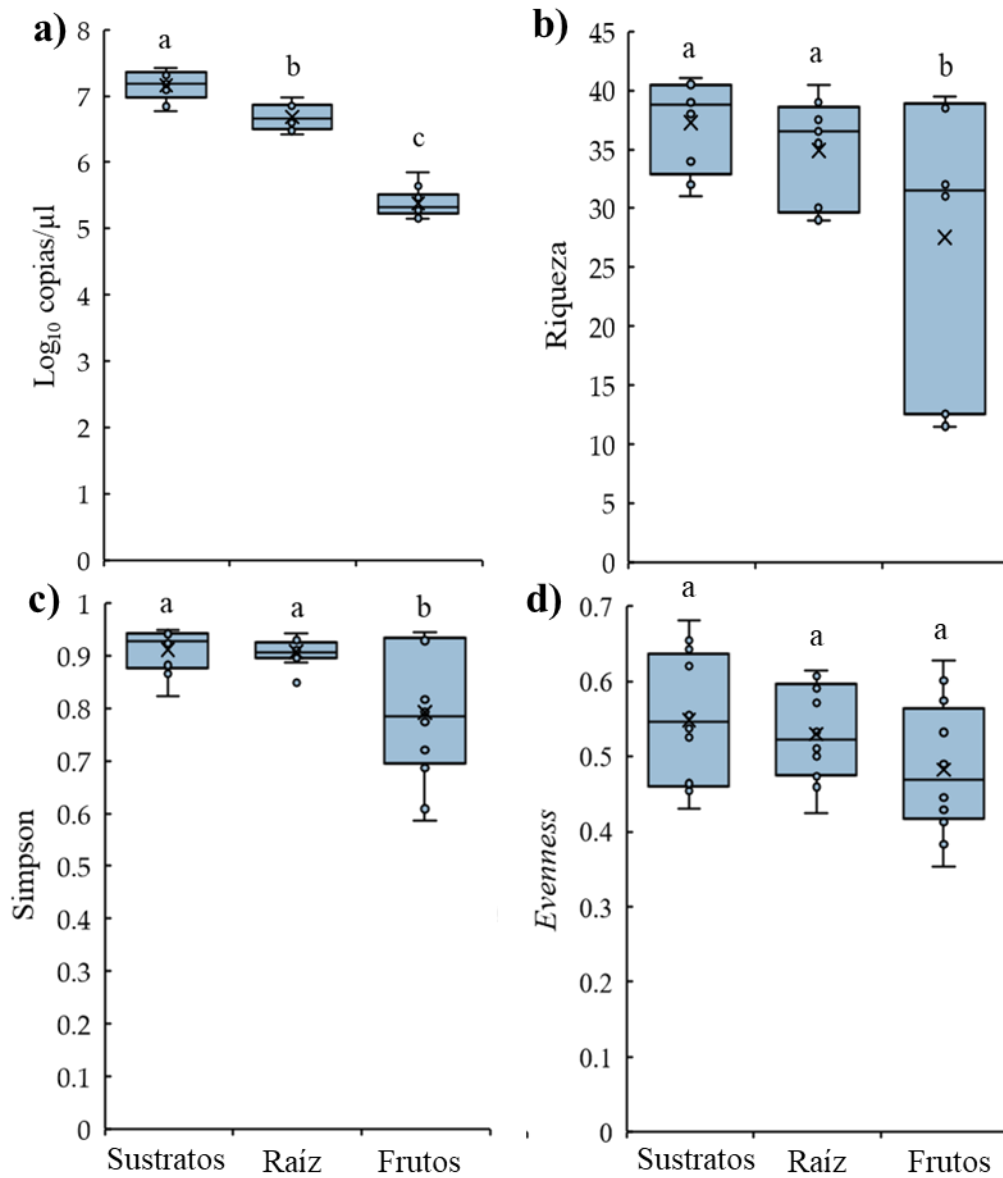
Las muestras de sustratos y raíces compartieron el mayor número de grupos bacterianos (15 familias), lo que sugiere una interacción importante entre las poblaciones bacterianas de estos dos nichos. Estudios recientes han demostrado que de estas 15 familias, miembros de *Burkholderiaceae*, *Caulobacteraceae*, *Chitinophagaceae*, *Flavobacteriaceae*, *Hyphomicrobiaceae*, *Rhizobiaceae*, *Rhodospirillaceae*, *Streptomycetaceae*, y *Xanthomonadaceae* han sido identificados en suelo, sustratos y raíces de plantas de tomate de diferentes variedades (Antonioni et al., 2017; Anzalone et al., 2022; Choi et al., 2020; Nuzzo et al., 2020; Zhou et al., 2021). Estos datos corroboran la estrecha interacción biológica entre la rizósfera y las comunidades bacterianas del suelo y sustratos; este proceso de selección es independiente del tipo de cultivo (suelo e hidroponía) y del cultivar estudiado.

Por otra parte, únicamente dos familias, *Enterobacteriaceae* y *Oxalobacteraceae*, se compartieron entre las muestras de frutos y raíces; miembros de estas familias se han observado en estos nichos, en plantas cultivadas con suelo (Allard et al., 2016; Ottesen et al., 2013). Interesantemente, no se observaron familias compartidas como parte de la microbiota central de sustratos y frutos; estudios previos han observado un fenómeno similar, indicando que las poblaciones de la filósfera están ausentes en el suelo de plantas de manuka (*Leptospermum scoparium*) y olivo (*Olea europaea*) (Malacrino et al., 2022; Noble et al., 2020). En conjunto, estos resultados sugieren que la influencia de las poblaciones bacterianas de sustratos sobre la microbiota de los frutos de tomate es limitada.

Se identificaron 5 familias exclusivas en muestras de sustratos a base de fibra de coco, *Erythrobacteraceae*, *Rhodobiaceae*, *Sphingobacteriaceae*, *Rhodospirillales*-no clasificadas, y *Saccharibacteria*-no clasificadas. Hasta el momento, existe limitada evidencia acerca de las poblaciones bacterianas que colonizan sustratos de fibra de coco empleados en sistemas de cultivo hidropónicos. El presente estudio representa evidencia sustancial de la microbiota central de sustratos empleados en sistemas de agricultura intensiva a nivel comercial.

En los frutos de tomate se identificaron 13 familias bacterianas específicas (enlistadas en la **Fig. 13**), la presencia de estas comunidades se ha observado en cultivares de tomate cosechados en sistemas hidropónicos y en suelo (Escobar-Rodríguez et al., 2021). Interesantemente, no se encontraron poblaciones bacterianas específicas de la rizósfera; resultados similares se han observado en plantas de arándano (*Vaccinium caesariense*), donde <1% de las secuencias correspondieron a poblaciones específicas de las raíces (Yurgel et al., 2018).

Por otra parte, la abundancia total de bacterias, estimada mediante número de copias del gen *16S rRNA*, fue mayor ( $P \leq 0.05$ ) en las muestras de sustratos (promedio 7.2  $\log_{10}$ ), seguido de las muestras de raíces (promedio 6.7  $\log_{10}$ ), y frutos (promedio 5.4  $\log_{10}$ ) (**Fig. 14a**). Además, la diversidad bacteriana estimada por análisis de riqueza, índice de Simpson y equidad (*evenness*) fue comparable entre muestras de sustratos y raíces ( $P > 0.05$ ) (**Fig. 14b, c y d**); estos resultados corroboran la estrecha interacción biológica entre estos dos nichos. Sin embargo, resultados contrastantes se han observado en estudios previos, en los que se ha identificado que la rizósfera posee mayor abundancia relativa de bacterias, comparada con el suelo (Lopes et al., 2016; Y. Yang et al., 2017); este fenómeno podría estar asociado a las variaciones en la composición del suelo y sustratos empleados en el cultivo, la composición química de los exudados de las raíces y el cultivar estudiado (Lugtenberg et al., 2017; Ray et al., 2020).



**Figura 14. Diagrama de cajas y bigotes de la diversidad alfa en muestras de sustratos, raíces y frutos de tomate.** Variabilidad de la **a)** abundancia absoluta, **b)** riqueza, **c)** índice de Simpson, y **d)** equidad (*evenness*). El ancho de la caja indica la distancia entre el primer y el tercer cuartil, la línea y la cruz al interior de la caja representan la mediana y el promedio; respectivamente. Las barras verticales indican los valores máximos y mínimos de la varianza; los círculos corresponden a los valores en cada nicho. Letras distintas indican diferencias significativas con un valor de  $P \leq 0.05$ . ( $n = 24/\text{nicho}$ ).

En contraste, la abundancia bacteriana y los índices de diversidad en muestras de frutos fueron menores ( $P \leq 0.05$ ), comparada con sustratos y raíces; estos datos sugieren que los frutos son colonizados por un número menor y desigual de poblaciones bacterianas (**Fig. 14**). Estos resultados son comparables con estudios previos en los que se identificó menor densidad y diversidad bacteriana asociada a la filósfera en diferentes plantas y cultivares de tomate (Bao et al., 2020; Dong et al., 2019). Estos resultados sustentan la hipótesis sugerida por diversos autores, indicando que la filósfera es un ambiente hostil para la colonización microbiana debido a la exposición a factores ambientales como la radiación solar y cambios de temperatura (Vandenkoornhuyse et al., 2015; Zhu et al., 2022).

En conjunto, estos datos evidencian la presencia de una microbiota central en las plantas de tomate, independiente del cultivar y del sistema de producción empleado; estas poblaciones son seleccionadas por las plantas para promover la homeostasis (Paasch & He, 2021). Algunos autores sugieren que alteraciones en la microbiota central podrían ser indicadores de disbiosis cuando la planta se encuentra bajo estrés nutricional, hídrico o por presencia de fitopatógenos (Arnault et al., 2023).

Además, los resultados obtenidos evidencian la estrecha interacción entre la diversidad bacteriana asociada a sustratos y raíces; y revelan la alta variabilidad entre las poblaciones que colonizan los frutos de tomate. Estos resultados representan la primera evidencia de la diversidad bacteriana asociada a plantas de tomate en sistemas de producción hidropónico.

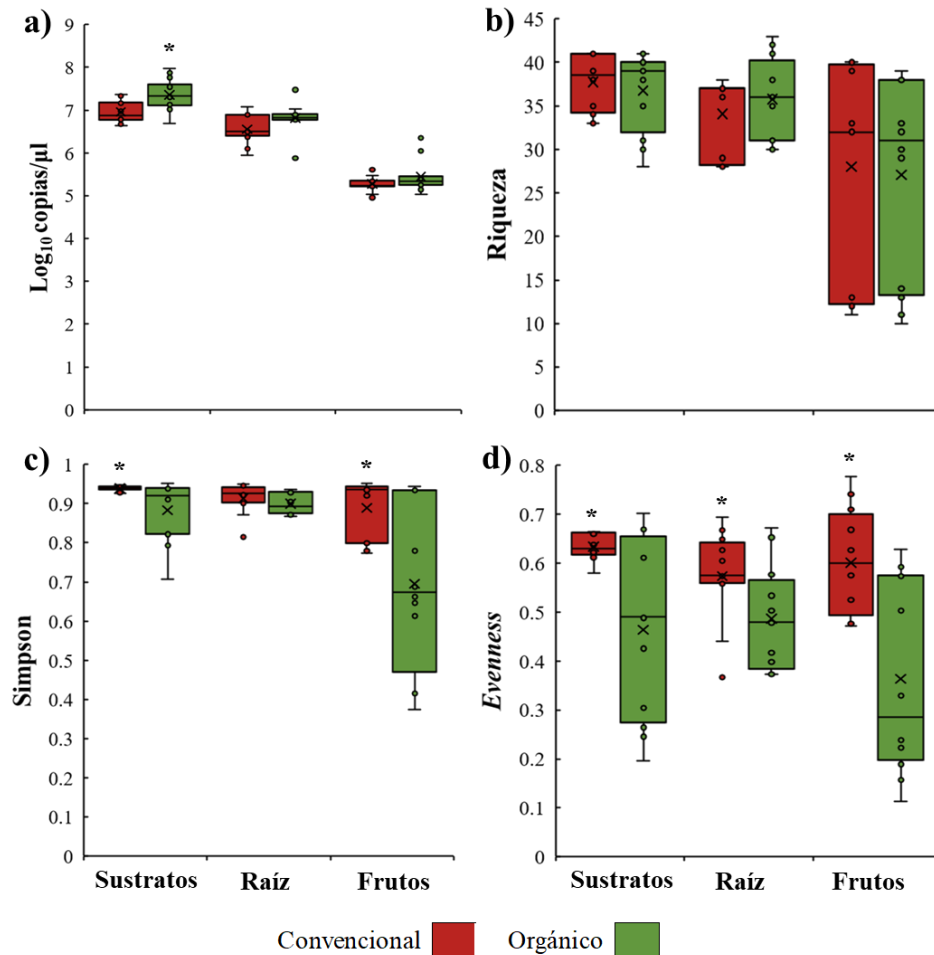
#### **VI.4 Cambios en la composición y diversidad bacteriana asociada a plantas de tomate con fertilización convencional y orgánica**

Numerosos estudios se han enfocado a evaluar la influencia de diferentes sistemas de manejo agrícola sobre la microbiota asociada al suelo empleado en el cultivo de tomate (*S. lycopersicum* L.) (Chen et al., 2022; Collavino et al., 2020; Lee et al., 2022; Song et al., 2022; Tang et al., 2020; Zarraonaindia et al., 2020). Sin embargo, existe limitada evidencia acerca

del impacto de los sistemas de fertilización sobre la diversidad y composición de las poblaciones bacterianas en plantas y frutos de tomate cultivados en sistemas hidropónicos. Esto es de particular interés debido a que recientemente se han demostrado las ventajas del cultivo de tomate hidropónico sobre el cultivo en suelo (Gruda, 2019). Por estas razones, en el presente trabajo se evaluó la abundancia y diversidad bacteriana asociada a sustratos, raíces y frutos de plantas de tomate cosechados en sistemas hidropónicos con fertilización convencional y orgánica.

El análisis de abundancia relativa, estimada a través del número de copias del gen *16S rRNA*, reveló cambios menores ( $< 1 \log_{10}$ ) entre la densidad bacteriana de sustratos en la fertilización convencional y orgánica; mientras que en las raíces y los frutos no se observaron diferencias ( $P > 0.05$ ) entre los dos tratamientos (**Fig. 15a**). Los análisis de diversidad revelaron un número comparable ( $P > 0.05$ ) de familias bacterianas (riqueza) en los sustratos, raíces y frutos entre los sistemas de fertilización convencional y orgánica; además, se observó mayor variabilidad en la riqueza de las familias bacterianas en las muestras de los frutos (**Fig. 15b**). Interesantemente, se observó una disminución ( $P \leq 0.05$ ) del índice de diversidad Simpson en las muestras de sustratos y frutos obtenidos del sistema de fertilización orgánica, comparado con el convencional (**Fig. 15c**); estos resultados sugieren cambios drásticos en la abundancia relativa de las poblaciones asociadas a los nichos en el sistema de fertilización orgánica. Esta observación fue corroborada por el índice de equidad (*evenness*), el cual reveló menor equidad ( $P \leq 0.05$ ) en la proporción de comunidades bacterianas en el sistema de fertilización orgánica, comparado con el convencional (**Fig. 15d**). En conjunto, estos datos sugieren que sustratos, raíces y frutos del sistema de fertilización convencional y orgánica poseen un número de familias bacterianas comparable. Sin embargo, las muestras del sistema orgánico exhiben diferencias en la abundancia relativa de grupos bacterianos específicos; estos datos sugieren una disbiosis en las plantas sometidas a la fertilización orgánica.





**Figura 15. Diagrama de cajas y bigotes de la diversidad alfa en muestras de sustratos, raíces y frutos de tomate en sistemas convencional y orgánico. Variabilidad de la a) abundancia absoluta, b) riqueza, c) índice de Simpson, y d) equidad (*evenness*). Los asteriscos indican diferencias significativas entre fertilización convencional y orgánica con un valor de  $P \leq 0.05$ . (n = 12/grupo).**

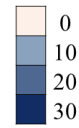
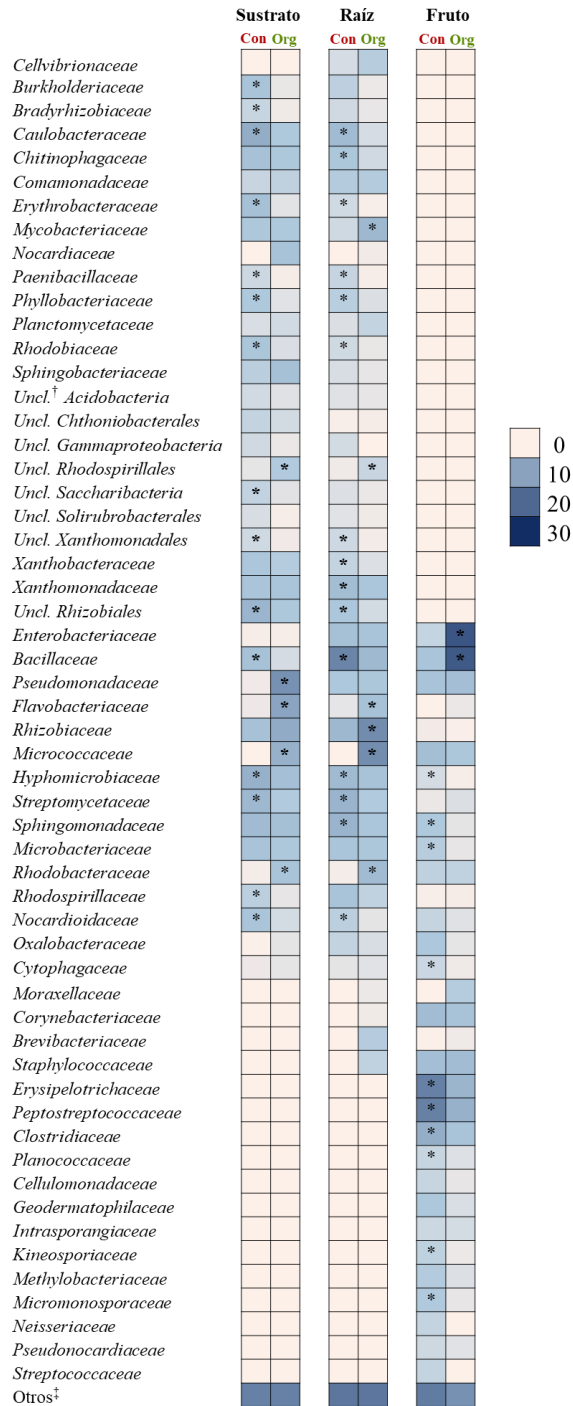
El análisis de abundancia relativa confirmó que los sustratos, raíces y frutos del sistema orgánico sufren una alteración de sus perfiles bacterianos (**Fig. 16**). Específicamente, se observó un aumento ( $P \leq 0.05$ ) de las familias *Flavobacteriaceae*, *Micrococcaceae*, *Pseudomonadaceae*, *Rhodobacteraceae*, y *Rhodospirillales*-no clasificadas en los sustratos del sistema orgánico; así como una reducción de miembros de las familias *Bacillaceae*, *Burkholderiaceae*, *Bradyrhizobiaceae*, *Caulobacteraceae*, *Erythrobacteraceae*,

*Hyphomicrobiaceae*, *Nocardioideaceae*, *Paenibacillaceae*, *Phyllobacteriaceae*, *Rhodobacteriaceae*, *Rhodospirillaceae*, *Streptomycetaceae*, *Rhizobiales*-no clasificadas, *Saccharibacteria*-no clasificadas, y *Xanthomonadales*-no clasificadas, comparado con el sistema convencional.

Además, en las raíces de plantas con fertilización orgánica se observó un aumento ( $P \leq 0.05$ ) de las familias *Flavobacteriaceae*, *Micrococcaceae*, *Mycobacteriaceae*, *Rhizobiaceae*, *Rhodobacteraceae*, y *Rhodospirillales*-no clasificadas, así como una disminución significativa de *Bacillaceae*, *Caulobacteraceae*, *Chitinophagaceae*, *Erythrobacteraceae*, *Hyphomicrobiaceae*, *Nocardioideaceae*, *Paenibacillaceae*, *Phyllobacteriaceae*, *Rhodobacteriaceae*, *Sphingomonadaceae*, *Streptomycetaceae*, *Rhizobiales*-no clasificadas *Xanthomonadales*-no clasificadas, *Xanthobacteraceae*, y *Xanthomonadaceae*, comparado con la fertilización convencional.

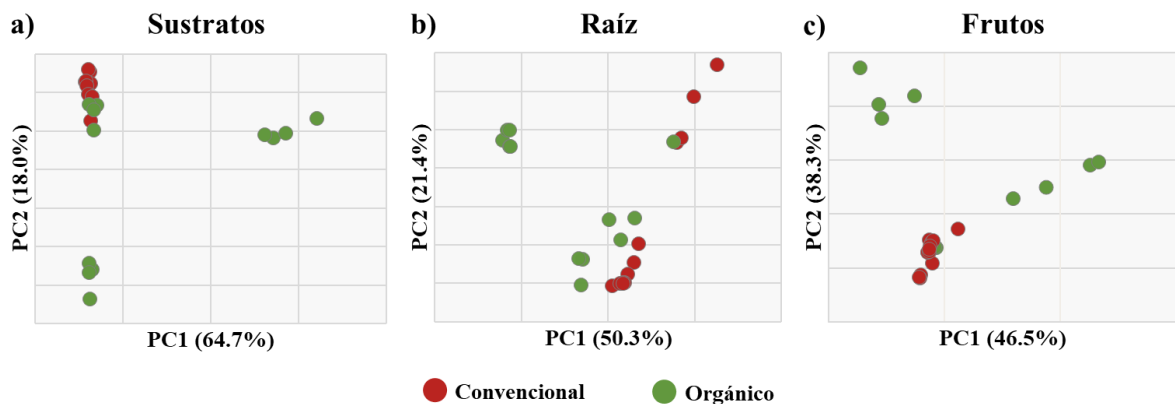
En los frutos de tomate orgánico, se observó un aumento considerable ( $P \leq 0.05$ ) de las familias *Bacillaceae* y *Enterobacteriaceae*; y una reducción de *Clostridiaceae*, *Cytophagaceae*, *Erysipelotrichaceae*, *Hyphomicrobiaceae*, *Kineosporiaceae*, *Microbacteriaceae*, *Micromonosporaceae*, *Peptostreptococcaceae*, *Planococcaceae*, y *Sphingomonadaceae*, comparado con los frutos convencionales. Estos datos sugieren que los frutos orgánicos podrían ser un potencial huésped de miembros de las familias *Bacillaceae* y *Enterobacteriaceae*; sin embargo, hasta este momento, no existe información acerca del mecanismo de permanencia de dichas comunidades microbianas en los frutos de tomate.

En conjunto, los resultados del análisis de abundancia relativa confirman alteraciones drásticas en las densidades de grupos bacterianos específicos; esta disbiosis en el sistema de fertilización orgánica podría estar asociada a cambios fisiológicos, menor rendimiento y disminución en la vida de anaquel de los frutos. Sin embargo, es necesario llevar a cabo estudios adicionales para confirmar esta información.



**Figura 16. Análisis de abundancia relativa de familias bacterianas asociadas a sustratos, raíces, y frutos.** Asteriscos indican diferencias significativas entre fertilización convencional (**Con**) y orgánica (**Org**) con un valor de  $P \leq 0.05$ . ‡Otros; secuencias <1% de abundancia relativa. †No clasificadas. (n = 12/grupo).

Los cambios en la diversidad y abundancia relativa en los perfiles bacterianos de las muestras del sistema convencional y orgánico fueron corroborados por el análisis multivariado de Componentes Principales (PCA). Los resultados revelan que los sustratos, raíces y frutos del sistema convencional poseen comunidades bacterianas más estables (PC1+PC2 = 82.7%, 71.7%, y 84.8% de la varianza; respectivamente), comparado con el orgánico (**Fig. 17**); es decir, en ambos componentes, la diversidad bacteriana del sistema de fertilización orgánico contribuyó mayoritariamente a la variación. Estos resultados sugieren cambios drásticos en los perfiles bacterianos que podrían afectar el establecimiento y desarrollo de las comunidades en los sustratos, raíces y frutos orgánicos. Estos cambios fueron corroborados por los análisis de diversidad beta.

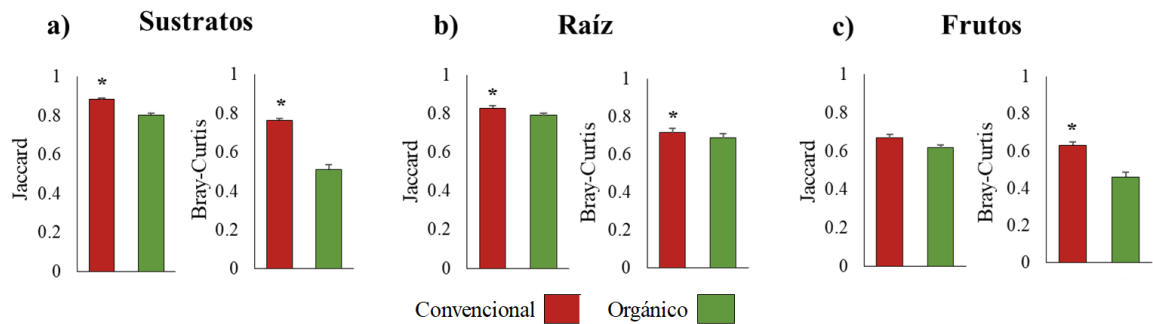


**Figura 17. Análisis de Componentes Principales (PCA) del perfil bacteriano asociado a plantas de tomate en sistemas de producción hidropónico.** Variación de la composición bacteriana asociada a **a)** sustratos, **b)** raíces, y **c)** frutos en sistemas de fertilización convencional y orgánico. El porcentaje de variación explicada para cada coordenada se presenta en cada eje (n = 12/grupo).

En general, los análisis de diversidad beta con los índices Jaccard y Bray-Curtis, revelaron que las poblaciones bacterianas asociadas a los sustratos, raíces y frutos difieren considerablemente ( $P \leq 0.05$ ) entre muestras del sistema convencional y orgánico, sugiriendo

que cambios importantes en la abundancia relativa de algunas poblaciones en las muestras bajo fertilización orgánica (**Fig. 18**).

Hasta nuestro mejor conocimiento, este estudio representa la primera evidencia de la variabilidad en las poblaciones bacterianas asociadas a sustratos, raíces y frutos de plantas de tomate cultivadas en sistemas de fertilización orgánica.

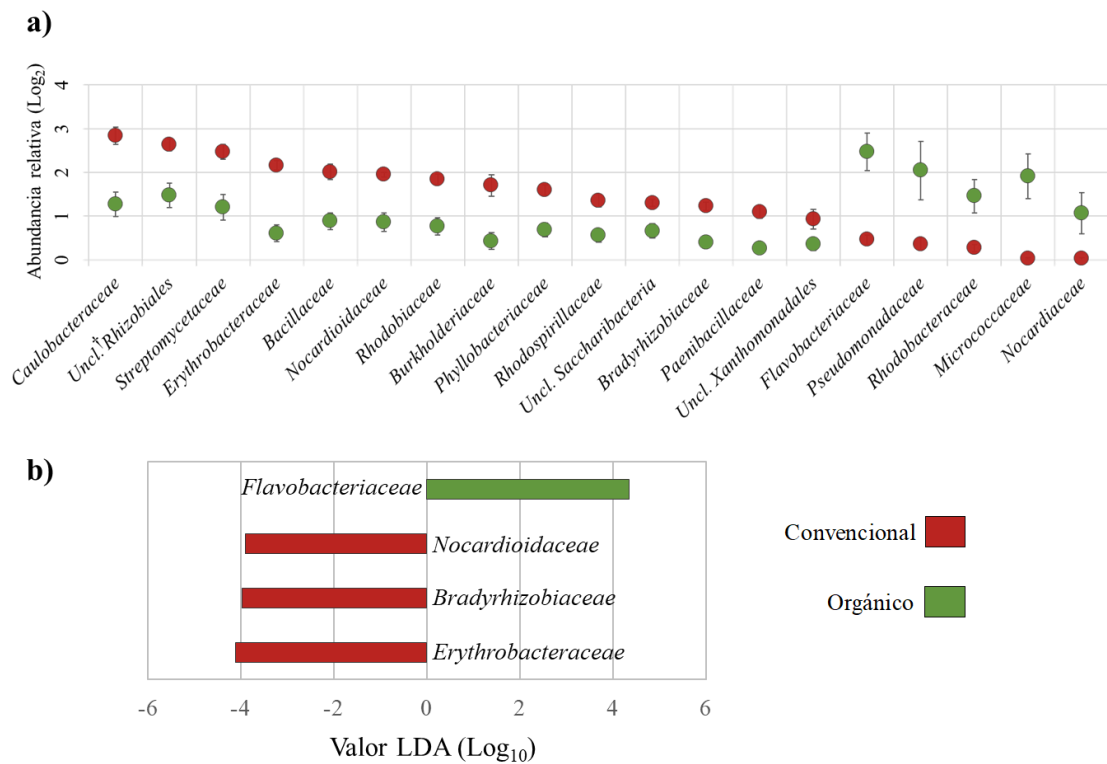


**Figura 18. Análisis de diversidad beta estimada por índices Jaccard y Bray-Curtis.** Variabilidad en la diversidad bacteriana de **a)** sustratos, **b)** raíces, y **c)** frutos. Asteriscos indican diferencias significativas entre fertilización convencional y orgánica con un valor de  $P \leq 0.05$ . ( $n = 12/\text{grupo}$ ).

### VI.5 Comunidades bacterianas diferencialmente abundantes en plantas y frutos de tomate con fertilización convencional y orgánica

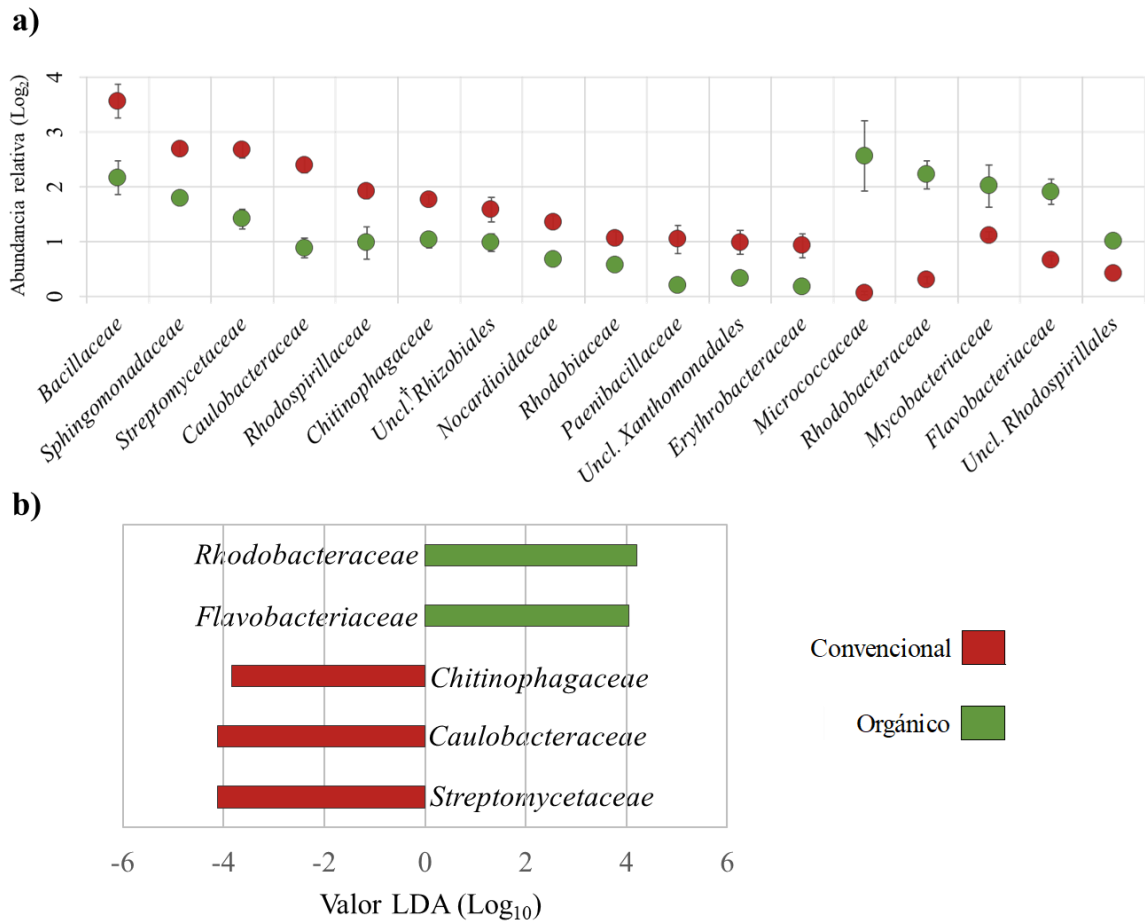
Para corroborar la variabilidad de las poblaciones bacterianas entre ambos sistemas de fertilización, se estimaron los cambios de la abundancia relativa y se identificaron las familias bacterianas diferencialmente abundantes. Con la finalidad de identificar potenciales marcadores bacterianos que explicaran los efectos de las poblaciones bacterianas entre los sistemas de fertilización convencional y orgánico, se realizó un análisis discriminante lineal con efecto de tamaño (LDA-LEfSe). Estos análisis permitieron identificar 19, 17 y 9 familias bacterianas diferencialmente abundantes, con un valor de cambio (*fold-change*: FC) mayor a 1.5 y un valor establecido de  $P \leq 0.05$ , en muestras de sustratos, raíces y frutos, respectivamente.

En las muestras de sustratos, los cambios más drásticos se observaron en miembros de las familias *Micrococcaceae* (63.1 FC) y *Nocardiaceae* (37.1 FC), seguido por *Pseudomonadaceae* (5.7 FC), *Flavobacteriaceae* y *Rhodobacteraceae* (5.3 FC) (**Fig. 19a**). Interesantemente, estas 5 familias estuvieron diferencialmente enriquecidas en los sustratos bajo fertilización orgánica; resultados similares han sido observados en sustratos empleados para el cultivo de tomate con fertilización orgánica (Grunert et al., 2016, 2020). El análisis LDA-LEfSe reveló 4 familias bacterianas diferencialmente abundantes en muestras de sustratos (valor LDA de 4.0) (**Fig. 19b**). Específicamente, se observó un incremento considerable ( $P \leq 0.05$ ) en miembros de *Flavobacteriaceae*, así como una reducción ( $P \leq 0.05$ ) marcada de *Erythrobacteraceae*, *Bradyrhizobiaceae*, y *Nocardioidaceae* en muestras de sustratos con fertilización orgánica (**Fig. 19b**).



**Figura 19. Variaciones en la microbiota de sustratos bajo sistemas de fertilización convencional y orgánica. a)** Familias bacterianas diferencialmente abundantes con cambios de *fold change* (FC) >1.5 y valor de  $P \leq 0.05$ ; **b)** análisis LDA-LEfSe de familias bacterianas asociadas a sustratos.

En muestras de raíces se observaron diferencias sustanciales en las familias *Micrococcaceae* (48.6 FC), seguido de *Rhodobacteraceae* (7.5 FC), *Paenibacillaceae* (5.3 FC), y *Erythrobacteraceae* (5.3 FC) (**Fig. 20a**). Interesantemente, se observó un incremento ( $P \leq 0.05$ ) en la abundancia de *Rhodobacteraceae* y *Flavobacteriaceae*; así como una reducción ( $P \leq 0.05$ ) de *Streptomyetaceae*, *Caulobacteraceae*, y *Chitinophagaceae* en las muestras de raíces orgánicas (**Fig. 20b**).



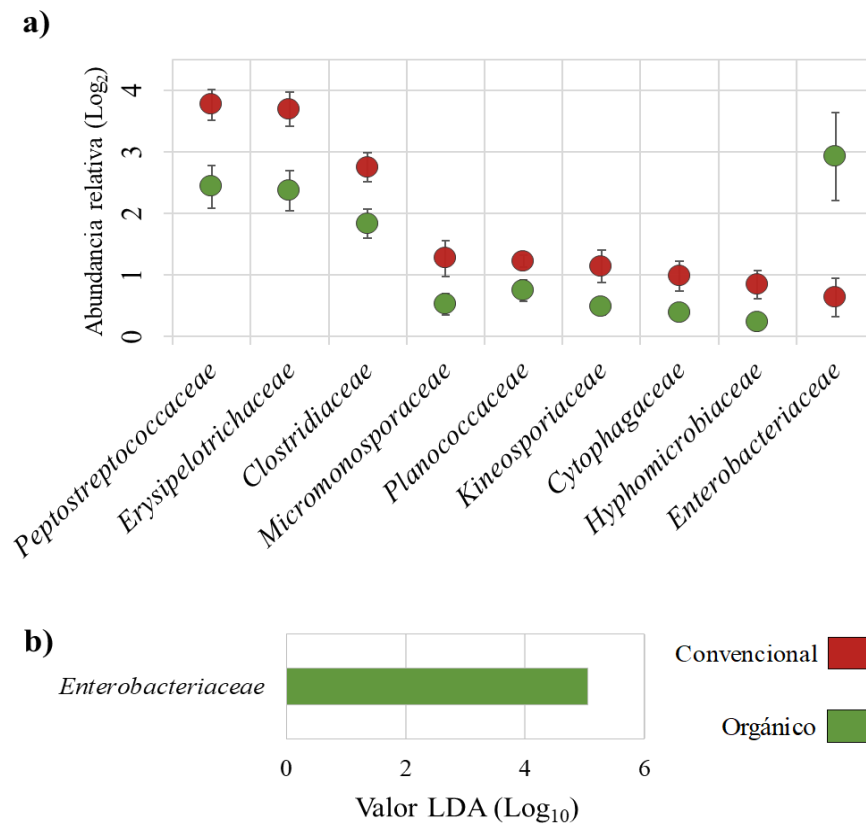
**Figura 20. Variaciones en la microbiota de raíces de plantas de tomate bajo sistemas de fertilización convencional y orgánica. a) Familias bacterianas diferencialmente abundantes con cambios de FC >1.5 y valor de  $P \leq 0.05$ ; b) análisis LDA-LEfSe de familias bacterianas asociadas a raíces.**

El aumento significativo de miembros de la familia *Flavobacteriaceae* en sustratos y raíces de plantas con fertilización orgánica es de particular interés, ya que corrobora la estrecha relación entre los sustratos y las raíces de las plantas. Además, estudios previos han observado un aumento de miembros de este grupo bacteriano en sustratos y raíces de plantas con fertilización orgánica (Grunert et al., 2016, 2020; Zhang et al., 2022). En conjunto estos datos sugieren que *Flavobacteriaceae* podría ser un marcador bacteriano de sustratos y raíces de plantas de tomate cultivadas en sistemas agrícolas orgánicos. Interesantemente, miembros de esta familia, poseen capacidades metabólicas asociadas a la adquisición de nutrientes, como la movilización de fósforo y degradación de pectina (Kraut-Cohen et al., 2021; Lidbury et al., 2022); por estas razones, estos grupos bacterianos son más competitivos en ambientes con poca disponibilidad de nutrientes (Lidbury et al., 2022).

Por otra parte, estudios previos han demostrado que miembros de *Erythrobacteraceae*, *Bradyrhizobiaceae* y *Nocardioideaceae* poseen capacidades asociadas a poblaciones microbianas promotoras del crecimiento de plantas, como la solubilización de nutrientes y aumento de la resistencia contra el estrés biótico y abiótico (Favero et al., 2021; Tang et al., 2019; P. Wang et al., 2021). Además, géneros de las familias *Streptomycetaceae*, *Caulobacteraceae*, y *Chitinophagaceae* poseen el repertorio genético necesario para codificar enzimas que participan en la fijación biológica de nitrógeno (Nonthakaew et al., 2022; Rilling et al., 2018; Zuluaga et al., 2020). Estudios recientes han demostrado que la inoculación de estas poblaciones en las raíces incrementa el desempeño de las plantas; este efecto está asociado al aumento en la disponibilidad de nutrientes (Passari et al., 2019; Soumare et al., 2020). Por lo tanto, la disminución de estas poblaciones en los sustratos y en la rizósfera podría estar asociado a un menor rendimiento de las plantas de tomate cultivadas en el sistema de fertilización orgánico (Passari et al., 2019). Estudios adicionales se deben realizar para determinar el impacto de la abundancia relativa de estas poblaciones sobre el desempeño de las plantas de tomate cultivadas bajo sistemas de fertilización convencional y orgánico.



En los frutos orgánicos, los cambios más drásticos fueron observados en miembros de las familias *Enterobacteriaceae* (4.6 FC), e *Hyphomicrobiaceae* (4 FC) (**Fig. 21a**). Además, se identificó un aumento ( $P \leq 0.05$ ) considerable de *Enterobacteriaceae* en frutos cosechados del cultivo orgánico (**Fig. 21b**); lo que sugiere que este grupo bacteriano puede ser un marcador de dicho sistema de fertilización. Interesantemente, otros estudios también han demostrado que miembros de la familia *Enterobacteriaceae* son más abundantes en frutos de tomate (Gorrasi et al., 2022) y sandía (*Citrullus lanatus*, variedad Crimson Sweet) (Akaeze et al., 2022) cultivados en sistemas de fertilización orgánica. En conjunto, estos datos sugieren que los frutos orgánicos pueden ser más susceptibles a la colonización por miembros de esta familia.



**Figura 21. Variaciones en la microbiota de frutos de tomate bajo sistemas de fertilización convencional y orgánica. a)** Familias bacterianas diferencialmente abundantes con cambios de FC >1.5 y valor de  $P \leq 0.05$ ; **b)** análisis LDA-LEfSe de familias bacterianas asociadas a frutos.

Estos resultados son de particular importancia debido a que miembros de la familia *Enterobacteriaceae* son reconocidos ampliamente como fitopatógenos y patógenos oportunistas asociados con infecciones entéricas en humanos (Janda & Abbott, 2021). Por esta razón, es necesario evaluar la capacidad de los frutos para albergar patógenos entéricos de interés alimentario como *Salmonella* sp., *E coli* enteropatógena y *Shigella* sp. (Jo & Park, 2019). En este sentido, numerosos estudios han demostrado las altas prevalencias de miembros de *Enterobacteriaceae* en tomates cosechados de diferentes sistemas de cultivo (Allard et al., 2016, 2020; Escobar-Rodríguez et al., 2021; Leff & Fierer, 2013; Ottesen et al., 2013; Telias et al., 2011); sugiriendo que este fruto es un importante huésped de miembros de esta familia. Sin embargo, el mecanismo de interacción entre estas poblaciones bacterianas y la fisiología del fruto se desconoce hasta este momento.

Por otra parte, numerosos estudios han demostrado que miembros de esta familia poseen repertorios genéticos para la síntesis de enzimas extracelulares, incluyendo pectato liasas, poligalacturonasas y pectín acetil esterases, las cuales participan en la degradación de componentes de pared celular en tejidos de plantas (Abbott & Boraston, 2008). De esta forma, el incremento en la síntesis de estas enzimas de origen microbiano podría estar asociado a la reducción de la firmeza de frutos de tomate, lo que impacta negativamente su vida de anaquel (Obafemi et al., 2019). Por estas razones, investigaciones futuras se deben realizar para identificar la contribución de estos grupos bacterianos en la calidad, fisiología poscosecha y vida de anaquel de frutos de tomate orgánicos.

En conjunto, estos resultados indican que las plantas y los frutos de tomate bajo sistemas de fertilización orgánica experimentan alteraciones en su microbiota, fenómeno conocido como disbiosis. Los cambios en la densidad bacteriana de poblaciones específicas para cada sistema de cultivo podrían ser empleados como biomarcadores para evaluar el estatus de salud y el desempeño de las plantas de tomate en sistemas agrícolas intensivos.

## VI.6 Interacción entre las poblaciones bacterianas y parámetros de productivos de plantas de tomate

El análisis de correlación de Pearson permitió identificar poblaciones bacterianas asociadas al número de racimos cosechados por planta durante el ciclo productivo. De forma general, se identificaron ocho potenciales interacciones; por ejemplo, en las raíces de plantas cultivadas con fertilización orgánica, se identificó una correlación positiva entre la abundancia relativa de miembros de las familias *Micrococcaceae* (coeficiente de correlación = 0.62;  $P \leq 0.05$ ) y *Rhodobacteraceae* (0.82;  $P \leq 0.05$ ) y el número de racimos cosechados por planta. Mientras que, en las raíces de plantas cultivadas bajo sistema convencional, se detectaron correlaciones positivas entre la abundancia relativa de *Phyllobacteriaceae* (0.88;  $P \leq 0.05$ ) y *Paenibacillaceae* (0.44;  $P \leq 0.05$ ) con el número de racimos cosechados (**Tabla 5**). Estos resultados sugieren que algunos miembros de la microbiota asociada a la rizósfera podrían influir positivamente la productividad en las plantas de tomate. Interesantemente, se ha reportado que el incremento en la abundancia relativa de *Micrococcaceae*, *Paenibacillaceae*, *Phyllobacteriaceae* y *Rhodobacteraceae* en la rizósfera de plantas de tomate, pimiento y maíz está asociado a una disminución en la incidencia de fitopatógenos y un aumento en la resistencia de la planta al estrés por sequía (Abdelaal et al., 2021; Ares et al., 2021; Vargas et al., 2021). En conjunto, estos resultados indican que estas familias bacterianas podrían tener potencial como bacterias promotoras del crecimiento y bioestimulantes; sin embargo, se requieren estudios adicionales para corroborar esta idea.

**Tabla 5. Análisis del coeficiente de correlación de Pearson.** Estimación de la interacción entre la abundancia relativa de las poblaciones bacterianas asociadas a raíces y el número de racimos cosechados durante un ciclo de cultivo en plantas de tomate con fertilización convencional (CON) y orgánica (ORG). Filas en color rosa indican correlaciones con un valor de significancia de  $P \leq 0.05$ .

	CON	ORG
<i>Micrococcaceae</i>		0.626
<i>Phyllobacteriaceae</i>	0.881	
<i>Rhodobacteraceae</i>		0.827
<i>Paenibacillaceae</i>	0.440	
<i>Rhizobiaceae</i>		-0.732
<i>Bacillaceae</i>	-0.494	
<i>Streptomycetaceae</i>	-0.662	
<i>Caulobacteraceae</i>	-0.993	

Por otra parte, se observaron interacciones negativas entre la abundancia relativa de poblaciones bacterianas y los parámetros productivos de la planta; por ejemplo, en las raíces de plantas cultivadas con fertilización orgánica, se identificó una correlación negativa entre la abundancia relativa de miembros de la familia *Rhizobiaceae* (-0.73;  $P \leq 0.05$ ) y el número de racimos cosechados. En las raíces de las plantas en producción convencional, se observó una correlación negativa entre la abundancia de *Bacillaceae* (-0.494;  $P \leq 0.05$ ), *Streptomycetaceae* (-0.662;  $P \leq 0.05$ ) y *Caulobacteraceae* (-0.993;  $P \leq 0.05$ ), y el número de racimos cosechados (**Tabla 5**). Se ha documentado que el aumento de la familia *Rhizobiaceae* está asociado a un aumento en la incidencia de infecciones causadas por fitopatógenos del género *Meloidogyne* en plantas de tabaco (*Nicotiana tabacum*) (Dastogeer et al., 2022). Hasta el momento no existe evidencia en la literatura que pudiera explicar el potencial papel de estas poblaciones bacterianas en la salud o en la productividad de las plantas.

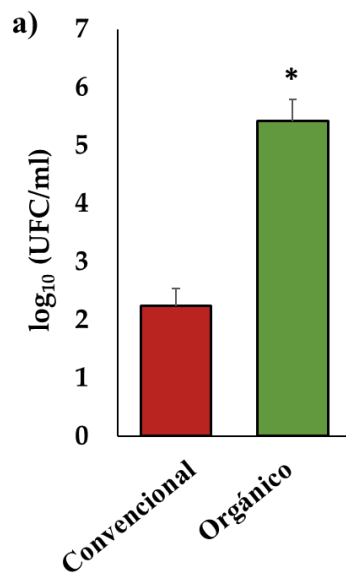
## VI.7 Interacción entre miembros de la familia *Enterobacteriaceae* y la fisiología poscosecha de frutos de tomate

Los análisis de la microbiota asociada a frutos de tomate revelaron que miembros de la familia *Enterobacteriaceae* son la principal población bacteriana afectada por la producción bajo sistema de fertilización orgánica y un potencial marcador microbiológico para evaluar alteraciones en la microbiota de este fruto. Para corroborar esta idea, se realizaron muestreos independientes de frutos obtenidos de plantas convencionales y orgánicas, para cuantificar la abundancia relativa de miembros de la familia *Enterobacteriaceae* a través de ensayos de qPCR. Estos análisis confirmaron un aumento ( $P \leq 0.05$ ) en la abundancia relativa de *Enterobacteriaceae* en tomates obtenidos del sistema de producción orgánico ( $5.41 \log_{10}$ ), comparado con tomates del sistema convencional ( $2.23 \log_{10}$ ). Estos resultados sugieren que *Enterobacteriaceae* podría ser la principal población bacteriana afectada por el sistema de producción y una de las poblaciones bacterianas que podría asociarse a la reducción de la vida de anaquel de frutos orgánicos. Para corroborar esta idea se realizaron análisis de correlación entre la abundancia relativa de *Enterobacteriaceae* y los parámetros de calidad del tomate. Los análisis de correlación de Spearman ( $r_s$ ) y Kendall ( $\tau$ ), revelaron una correlación negativa (moderada/débil, coeficiente de correlación = -0.57 y -0.60; respectivamente) entre la abundancia relativa de *Enterobacteriaceae* y los parámetros de firmeza y color en los frutos de tomate (**Fig. 22**). Estos resultados sugieren que la ocurrencia y abundancia de miembros de la familia *Enterobacteriaceae* podrían ser un potencial marcador para evaluar la vida de anaquel de los frutos de tomate.

El potencial uso de miembros de la familia *Enterobacteriaceae* como marcador microbiológico de la calidad del fruto de tomate, se sustenta en al menos dos aspectos fundamentales; i) el potencial de *Enterobacteriaceae* para reducir la vida de anaquel del fruto. Existe suficiente evidencia que describe el potencial papel de este grupo bacteriano para afectar la fisiología poscosecha del fruto de tomate; por ejemplo, miembros de la familia *Enterobacteriaceae* son productores de enzimas extracelulares como pectato liasas, poligalacturonasas y pectín acetil esterasas que pueden participar en la degradación de la

pared celular del fruto, reducir la firmeza y vida de anaquel de los mismos (Abbott & Boraston, 2008; Haile & Ayele, 2022; Hugouvieux-Cotte-Pattat et al., 2014; Obafemi et al., 2019). ii) el potencial de *Enterobacteriaceae* para afectar la inocuidad de los frutos de tomate. Por ejemplo, *Escherichia coli*, *Salmonella enterica*, *Shigella flexneri* y *Yersinia pestis*, miembros de la familia *Enterobacteriaceae*, son potenciales patógenos para el ser humano (Holden et al., 2009; Janda & Abbott, 2021). Numerosos estudios han revelado que los frutos de tomate son una importante fuente de patógenos que causan infecciones en humanos, como *E. coli* enteropatógena, *Salmonella enterica*, y *Shigella* sp. Se ha observado que la prevalencia de estos patógenos en frutos de tomate oscila entre 3% - 10% (Bell et al., 2015; Gómez-Aldapa et al., 2013; Kizheva et al., 2022; Obeng et al., 2018). Además, los hallazgos del presente estudio aportan información que confirma la hipótesis que el tomate es un potencial nicho que permite la colonización, establecimiento y replicación de potenciales patógenos que son miembros de la familia *Enterobacteriaceae*. Estudios recientes han revelado que géneros de esta familia producen proteínas que permiten la adherencia, colonización e internalización de miembros de la familia *Enterobacteriaceae* a los tejidos vegetales (Noel et al., 2010; Zarkani & Schikora, 2021). También se ha evidenciado que miembros de la familia *Enterobacteriaceae* poseen un repertorio de proteínas que les permite regular la transcripción de genes en el tejido vegetal; específicamente, se ha evidenciado que miembros de la familia *Enterobacteriaceae* tienen la capacidad de regular la transcripción de genes asociados a la respuesta inmune y resistencia al estrés abiótico en las plantas (Jacob et al., 2021; Visconti et al., 2022). La regulación de los mecanismos de defensa de las plantas permite la colonización, replicación y permanencia de miembros de la familia *Enterobacteriaceae* en el tejido vegetal (Zarkani & Schikora, 2021). En conjunto, estos resultados indican que la colonización por miembros de la familia *Enterobacteriaceae* puede impactar la inocuidad y vida de anaquel de los frutos. Se requieren estudios adicionales para elucidar los mecanismos que regulan la interacción fruto-*Enterobacteriaceae* en la planta del tomate.

**Figura 22. Cuantificación relativa de *Enterobacteriaceae* y su correlación con parámetros de calidad de frutos de tomate cosechados del sistema de fertilización convencional y orgánico.** Estimación de los **a)** niveles de *Enterobacteriaceae* y los coeficientes de correlación **b)** Spearman ( $r_s$ ) y **c)** Kendall ( $\tau$ ). UFC: unidades formadoras de colonia. Asterisco indica diferencias significativas por prueba *t* de Student con un valor establecido de  $P \leq 0.05$ .



**b)**

	Firmeza	Color (a/b)
Coefficiente de correlación	-0.5707	-0.6017
Valor de <i>P</i>	0.0133	0.0082
Valor de <i>P</i> con permutación	0.0165	0.0098

**c)**

	Firmeza	Color (a/b)
Coefficiente de correlación	-0.451	-0.4641
Valor de <i>P</i>	0.0089	0.0071
Valor de <i>P</i> con permutación	0.0097	0.006

## VII. CONCLUSIONES

Recientemente se ha mostrado un gran interés por identificar y caracterizar la microbiota asociada a tejidos vegetales y frutos de interés comercial; todo esto con el objetivo de diseñar herramientas biotecnológicas para mejorar rendimientos y fisiología poscosecha. Para generar información y contribuir a este fin, en el presente estudio se caracterizó la microbiota asociada a sustratos, raíces y frutos de tomate cultivado en sistemas hidropónicos convencional y orgánico. Los resultados del presente trabajo han revelado al menos cuatro aspectos fundamentales de la interacción microbiota-planta del tomate.

Se identificó que la microbiota central de las plantas de tomate está constituido por nueve filos bacterianos, Acidobacteria, Actinobacteria, Bacteroidetes, Chloroflexi, Firmicutes, Planctomycetes, Proteobacteria, Saccharibacteria, y Verrucomicrobia; de los cuales, Proteobacteria es el más abundante, representando >50% de la microbiota total de los diferentes tejidos analizados. El presente trabajo también reveló que seis familias bacterianas, *Bacillaceae*, *Microbacteriaceae*, *Nocardiodaceae*, *Pseudomonadaceae*, *Rhodobacteraceae* y *Sphingomonadaceae* integran la microbiota central de los sustratos, raíces y frutos de tomate.

El presente trabajo también aporta información referente a la posible participación de la microbiota bacteriana en la regulación de la fisiología y productividad de la planta de tomate. En el sistema de producción de tomate orgánico se observó un menor crecimiento de la planta y un número menor de racimos cosechados. Esta baja en los parámetros de producción se asoció a potenciales marcadores microbiológicos en sustratos y raíces del sistema orgánico; específicamente, a un aumento en miembros de la familia *Flavobacteriaceae* y a una reducción en *Bradyrhizobiaceae*, *Caulobacteraceae*, y *Chitinophagaceae* *Erythrobacteraceae*, *Nocardiodaceae* y *Streptomyetaceae*. El estudio y desarrollo de estrategias biotecnológicas enfocadas a regular la abundancia relativa de estos grupos



bacterianos podría ser fundamental para mejorar la productividad de sistemas orgánicos documentada en el presente estudio.

El análisis de la microbiota de frutos de tomate, reveló que miembros de la familia *Enterobacteriaceae* son parte de la microbiota central del tomate; la ocurrencia y abundancia de esta familia bacteriana podría ser un potencial marcador microbiológico asociado a la inocuidad y vida de anaquel del fruto. Específicamente, se observó que la disminución de la firmeza y color podría estar relacionada a la abundancia relativa de miembros de la familia *Enterobacteriaceae*. Estos resultados y numerosos estudios publicados sugieren que este grupo bacteriano puede regular la fisiología poscosecha del fruto de tomate; resaltando el potencial biotecnológico para desarrollar estrategias enfocadas a regular la colonización y proliferación de miembros de la familia *Enterobacteriaceae*.

Finalmente, el presente estudio documenta, hasta el mejor de nuestro conocimiento, la primera evidencia de la diversidad, estructura y abundancia de la microbiota asociada a sustratos, raíces y frutos de tomate, y su impacto en la productividad en sistemas hidropónicos con fertilización convencional y orgánica. Estos resultados son fundamentales para el estudio y desarrollo de estrategias biotecnológicas enfocadas a mejorar la producción y sustentabilidad del cultivo de tomate.

## VIII. REFERENCIAS

- Abbott, D. W., & Boraston, A. B. (2008). Structural biology of pectin degradation by *Enterobacteriaceae*. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 72(2), 301-316. <https://doi.org/10.1128/MMBR.00038-07>
- Abdelaal, K., AlKahtani, M., Attia, K., Hafez, Y., Király, L., & Künstler, A. (2021). The role of plant growth-promoting bacteria in alleviating the adverse effects of drought on plants. *Biology*, 10(6), 520. <https://doi.org/10.3390/biology10060520>
- Abellan-Schneyder, I., Matchado, M. S., Reitmeier, S., Sommer, A., Sewald, Z., Baumbach, J., List, M., & Neuhaus, K. (2021). Primer, pipelines, parameters: issues in *16S rRNA* gene sequencing. *mSphere*, 6(1), e01202-20. <https://doi.org/10.1128/mSphere.01202-20>
- Akaeze, O., Kilonzo-Nthenge, A., Nandwani, D., Mafiz, A. I., Nzomo, M., & Aniume, T. (2022). Incidence of drug-resistant *Enterobacteriaceae* strains in organic and conventional watermelons grown in Tennessee. *Foods (Basel, Switzerland)*, 11(21), 3316. <https://doi.org/10.3390/foods11213316>
- Akoglu, H. (2018). User's guide to correlation coefficients. *Turkish Journal of Emergency Medicine*, 18(3), 91-93. <https://doi.org/10.1016/j.tjem.2018.08.001>
- Allard, S. M., Ottesen, A. R., Brown, E. W., & Micallef, S. A. (2018). Insect exclusion limits variation in bacterial microbiomes of tomato flowers and fruit. *Journal of Applied Microbiology*, 125(6). <https://doi.org/10.1111/jam.14087>
- Allard, S. M., Walsh, C. S., Wallis, A. E., Ottesen, A. R., Brown, E. W., & Micallef, S. A. (2016). *Solanum lycopersicum* (tomato) hosts robust phyllosphere and rhizosphere bacterial communities when grown in soil amended with various organic and synthetic fertilizers. *Science of The Total Environment*, 573, 555-563. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.08.157>

- Asociación Mexicana de Horticultura Protegida AC (AMHPAC). (s.f.). *Agricultura Protegida en México*. Recuperado el 24 de octubre de 2021 de <http://amhpac.org/2018/images/PDFoficial/HorticulturaenMexico.pdf>
- Antoniou, A., Tsolakidou, M.-D., Stringlis, I. A., & Pantelides, I. S. (2017). Rhizosphere microbiome recruited from a suppressive compost improves plant fitness and increases protection against vascular wilt pathogens of tomato. *Frontiers in Plant Science*, 8, 2022. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.02022>
- Anzalone, A., Mosca, A., Dimaria, G., Nicotra, D., Tessitori, M., Privitera, G. F., Pulvirenti, A., Leonardi, C., & Catara, V. (2022). Soil and soilless tomato cultivation promote different microbial communities that provide new models for future crop interventions. *International Journal of Molecular Sciences*, 23(15), 8820. <https://doi.org/10.3390/ijms23158820>
- Araujo, J. C., & Telhado, S. F. P. (2015). Organic food: a comparative study of the effect of tomato cultivars and cultivation conditions on the physico-chemical properties. *Foods*, 4(3), 263-270. <https://doi.org/10.3390/foods4030263>
- Ares, A., Costa, J., Joaquim, C., Pintado, D., Santos, D., Messmer, M. M., & Mendes-Moreira, P. M. (2021). Effect of low-input organic and conventional farming systems on maize rhizosphere in two portuguese open-pollinated varieties (OPV), “Pigarro” (Improved Landrace) and “SinPre” (a composite cross population). *Frontiers in Microbiology*, 12, 636009. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.636009>
- Arie, T., Takahashi, H., Kodama, M., & Teraoka, T. (2007). Tomato as a model plant for plant-pathogen interactions. *Plant Biotechnology*, 24(1), 135-147. <https://doi.org/10.5511/plantbiotechnology.24.135>
- Arnault, G., Mony, C., & Vandenkoornhuyse, P. (2023). Plant microbiota dysbiosis and the Anna Karenina Principle. *Trends in Plant Science*, 28(1), 18-30. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2022.08.012>
- Azaroual, S. E., Kasmi, Y., Aasfar, A., El Arroussi, H., Zeroual, Y., El Kadiri, Y., Zrhidri, A., Elfahime, E., Sefiani, A., & Meftah Kadmiri, I. (2022). Investigation of bacterial diversity using *16S rRNA* sequencing and prediction of its functionalities in

- Moroccan phosphate mine ecosystem. *Scientific Reports*, 12, 3741. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-07765-5>
- Bao, L., Cai, W., Cao, J., Zhang, X., Liu, J., Chen, H., Wei, Y., Zhuang, X., Zhuang, G., & Bai, Z. (2020). Microbial community overlap between the phyllosphere and rhizosphere of three plants from Yongxing Island, South China Sea. *Microbiology Open*, 9(7), e1048. <https://doi.org/10.1002/mbo3.1048>
- Barrett, D. M., Weakley, C., Diaz, J. V., & Watnik, M. (2007). Qualitative and nutritional differences in processing tomatoes grown under commercial organic and conventional production systems. *Journal of Food Science*, 72(9), C441-451. <https://doi.org/10.1111/j.1750-3841.2007.00500.x>
- Bell, R. L., Zheng, J., Burrows, E., Allard, S., Wang, C. Y., Keys, C. E., Melka, D. C., Strain, E., Luo, Y., Allard, M. W., Rideout, S., & Brown, E. W. (2015). Ecological prevalence, genetic diversity, and epidemiological aspects of Salmonella isolated from tomato agricultural regions of the Virginia Eastern Shore. *Frontiers in Microbiology*, 6, 415. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2015.00415>
- Berendsen, R. L., Pieterse, C. M. J., & Bakker, P. A. H. M. (2012). The rhizosphere microbiome and plant health. *Trends in Plant Science*, 17(8), 478-486. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2012.04.001>
- Bettiol, W., Ghini, R., Galvão, J. A. H., & Siloto, R. C. (2004). Organic and conventional tomato cropping systems. *Scientia Agricola*, 61(3), 253-259. <https://doi.org/10.1590/S0103-90162004000300002>
- Bray, J. R., & Curtis, J. T. (1957). An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecological monographs*, 27(4), 326-349.
- Brennan, E. B., & Acosta-Martinez, V. (2017). Cover cropping frequency is the main driver of soil microbial changes during six years of organic vegetable production. *Soil Biology and Biochemistry*, 109, 188-204. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2017.01.014>
- Bruto, M., Prigent-Combaret, C., Muller, D., & Moënne-Loccoz, Y. (2014). Analysis of genes contributing to plant-beneficial functions in plant growth-promoting

- rhizobacteria and related Proteobacteria. *Scientific Reports*, 4, 6261. <https://doi.org/10.1038/srep06261>
- Callahan, B. J., McMurdie, P. J., & Holmes, S. P. (2017). Exact sequence variants should replace operational taxonomic units in marker-gene data analysis. *The ISME Journal*, 11(12). <https://doi.org/10.1038/ismej.2017.119>
- Callahan, B. J., McMurdie, P. J., Rosen, M. J., Han, A. W., Johnson, A. J. A., & Holmes, S. P. (2016). DADA2: High-resolution sample inference from Illumina amplicon data. *Nature Methods*, 13(7), 581-583. <https://doi.org/10.1038/nmeth.3869>
- Can-Herrera, L. A., Gutierrez-Canul, C. D., Dzul-Cervantes, M. a. A., Pacheco-Salazar, O. F., Chi-Cortez, J. D., & Carbonell, L. S. (2021). Identification by molecular techniques of halophilic bacteria producing important enzymes from pristine area in Campeche, Mexico. *Brazilian Journal of Biology*, 83, e246038. <https://doi.org/10.1590/1519-6984.246038>
- Caporaso, J. G., Kuczynski, J., Stombaugh, J., Bittinger, K., Bushman, F. D., Costello, E. K., Fierer, N., Peña, A. G., Goodrich, J. K., Gordon, J. I., Huttley, G. A., Kelley, S. T., Knights, D., Koenig, J. E., Ley, R. E., Lozupone, C. A., McDonald, D., Muegge, B. D., Pirrung, M., ... Knight, R. (2010). QIIME allows analysis of high-throughput community sequencing data. *Nature methods*, 7(5), 335-336. <https://doi.org/10.1038/nmeth.f.303>
- Caruso, G., De Pascale, S., Cozzolino, E., Cuciniello, A., Cenvinzo, V., Bonini, P., Colla, G., & Roupheal, Y. (2019). Yield and nutritional quality of vesuvian piennolo tomato pdo as affected by farming system and biostimulant application. *Agronomy*, 9(9). <https://doi.org/10.3390/agronomy9090505>
- Çelik, Z. C., Çakiris, A., Yanıkoğlu, F., Abacı, N., Ekmekçi, S. S., Ilgın, C., Çelik, H., & Tağtekin, D. (2021). Metagenomic analysis of black-stained plaques in permanent dentition. *Archives of Oral Biology*, 128, 105171. <https://doi.org/10.1016/j.archoralbio.2021.105171>
- Centro de Estudios para el Desarrollo Rural Sustentable y la Soberanía Alimentaria (CEDRSSA). (2015). *Productos Orgánicos en México*. Recuperado el 24 de octubre de

2021 de <http://www.cedrssa.gob.mx/files/10/97Productos%20orgánicos%20en%20México.pdf>

- Chakraborty, U., Chakraborty, B. N., Chakraborty, A. P., & Dey, P. L. (2013). Water stress amelioration and plant growth promotion in wheat plants by osmotic stress tolerant bacteria. *World Journal of Microbiology & Biotechnology*, 29(5), 789-803. <https://doi.org/10.1007/s11274-012-1234-8>
- Chassy, A. W., Bui, L., Renaud, E. N. C., Van Horn, M., & Mitchell, A. E. (2006). Three-year comparison of the content of antioxidant microconstituents and several quality characteristics in organic and conventionally managed tomatoes and bell peppers. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 54(21), 8244-8252. <https://doi.org/10.1021/jf060950p>
- Chen, J., Du, Y., Zhu, W., Pang, X., & Wang, Z. (2022). Effects of organic materials on soil bacterial community structure in long-term continuous cropping of tomato in greenhouse. *Open Life Sciences*, 17(1), 381-392. <https://doi.org/10.1515/biol-2022-0048>
- Cheng, Z., Lei, S., Li, Y., Huang, W., Ma, R., Xiong, J., Zhang, T., Jin, L., Haq, H. ul, Xu, X., & Tian, B. (2020). Revealing the variation and stability of bacterial communities in tomato rhizosphere microbiota. *Microorganisms*, 8(2). <https://doi.org/10.3390/microorganisms8020170>
- Choi, K., Choi, J., Lee, P. A., Roy, N., Khan, R., Lee, H. J., Weon, H. Y., Kong, H. G., & Lee, S.-W. (2020). Alteration of bacterial wilt resistance in tomato plant by microbiota transplant. *Frontiers in Plant Science*, 11, 1186. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.01186>
- Clark, S., Klonsky, K., Livingston, P., & Temple, S. (1999). Crop-yield and economic comparisons of organic, low-input, and conventional farming systems in California's Sacramento Valley. *American Journal of Alternative Agriculture*, 14(3), 109-121. <https://doi.org/10.1017/S0889189300008225>
- Collavino, M. M., Cabrera, E. V. R., Bruno, C., & Aguilar, O. M. (2020). Effect of soil chemical fertilization on the diversity and composition of the tomato endophytic

- diazotrophic community at different stages of growth. *Brazilian Journal of Microbiology*, 51(4). <https://doi.org/10.1007/s42770-020-00373-3>
- Dastogeer, K. M. G., Kao-Kniffin, J., & Okazaki, S. (2022). Editorial: Plant microbiome: Diversity, functions, and applications. *Frontiers in Microbiology*, 13, 1039212. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.1039212>
- De Anda, J., & Shear, H. (2017). Potential of vertical hydroponic agriculture in Mexico. *Sustainability*, 9(1). <https://doi.org/10.3390/su9010140>
- de Souza, R., Ambrosini, A., & Passaglia, L. M. P. (2015). Plant growth-promoting bacteria as inoculants in agricultural soils. *Genetics and Molecular Biology*, 38(4), 401-419. <https://doi.org/10.1590/S1415-475738420150053>
- DeBoy, R. T., Mongodin, E. F., Fouts, D. E., Tailford, L. E., Khouri, H., Emerson, J. B., Mohamoud, Y., Watkins, K., Henrissat, B., Gilbert, H. J., & Nelson, K. E. (2008). Insights into plant cell wall degradation from the genome sequence of the soil bacterium *Cellvibrio japonicus*. *Journal of Bacteriology*, 190(15), 5455-5463. <https://doi.org/10.1128/JB.01701-07>
- Del Fabbro, C., Scalabrin, S., Morgante, M., & Giorgi, F. M. (2013). An extensive evaluation of read trimming effects on Illumina NGS data analysis. *PLoS ONE*, 8(12). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0085024>
- Di Matteo, A., Sacco, A., Anacleria, M., Pezzotti, M., Delledonne, M., Ferrarini, A., Frusciante, L., & Barone, A. (2010). The ascorbic acid content of tomato fruits is associated with the expression of genes involved in pectin degradation. *BMC Plant Biology*, 10(1), 163. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-10-163>
- Dong, C.-J., Wang, L.-L., Li, Q., & Shang, Q.-M. (2019). Bacterial communities in the rhizosphere, phyllosphere and endosphere of tomato plants. *PLoS ONE*, 14(11), e0223847. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0223847>
- Edgar, R. C. (2018). Accuracy of taxonomy prediction for 16S rRNA and fungal ITS sequences. *PeerJ*, 6, e4652. <https://doi.org/10.7717/peerj.4652>
- Escobar-Rodríguez, C., Novak, J., Buchholz, F., Uetz, P., Bragagna, L., Gumze, M., Antonielli, L., & Mitter, B. (2021). The bacterial microbiome of the tomato fruit is

- highly dependent on the cultivation approach and correlates with flavor chemistry. *Frontiers in Plant Science*, 12(775722). <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.775722>
- Favero, V. O., Carvalho, R. H., Motta, V. M., Leite, A. B. C., Coelho, M. R. R., Xavier, G. R., Rumjanek, N. G., & Urquiaga, S. (2021). *Bradyrhizobium* as the only rhizobial inhabitant of mung bean (*Vigna radiata*) nodules in tropical soils: a strategy based on microbiome for improving biological nitrogen fixation using bio-products. *Frontiers in Plant Science*, 11, 602645. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.602645>
- Gaete, A., Pulgar, R., Hodar, C., Maldonado, J., Pavez, L., Zamorano, D., Pastenes, C., González, M., Franck, N., & Mandakovic, D. (2021). Tomato cultivars with variable tolerances to water deficit differentially modulate the composition and interaction patterns of their rhizosphere microbial communities. *Frontiers in Plant Science*, 12, 688533. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.688533>
- Galazzo, G., van Best, N., Benedikter, B. J., Janssen, K., Bervoets, L., Driessen, C., Oomen, M., Lucchesi, M., van Eijck, P. H., Becker, H. E. F., Hornef, M. W., Savelkoul, P. H., Stassen, F. R. M., Wolffs, P. F., & Penders, J. (2020). How to count our microbes? the effect of different quantitative microbiome profiling approaches. *Frontiers in Cellular and Infection Microbiology*, 10, 403. <https://doi.org/10.3389/fcimb.2020.00403>
- Giovannoni, J. (2001). Molecular biology of fruit maturation and ripening. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 52(1), 725-749. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.52.1.725>
- Glick, B. R. (2014). Bacteria with ACC deaminase can promote plant growth and help to feed the world. *Microbiological Research*, 169(1). <https://doi.org/10.1016/j.micres.2013.09.009>
- Gómez-Aldapa, C. A., Torres-Vitela, M. D. R., Acevedo-Sandoval, O. A., Rangel-Vargas, E., Villarruel-López, A., & Castro-Rosas, A. (2013). Presence of Shiga toxin-producing *Escherichia coli*, Enteroinvasive *E. coli*, Enteropathogenic *E. coli*, and Enterotoxigenic *E. coli* on tomatoes from public markets in Mexico. *Journal of Food Protection*, 76(9), 1621-1625. <https://doi.org/10.4315/0362-028X.JFP-13-071>



- Gorrasi, S., Pasqualetti, M., Muñoz-Palazon, B., Novello, G., Mazzucato, A., Campiglia, E., & Fenice, M. (2022). Comparison of the peel-associated epiphytic bacteria of anthocyanin-rich “sun black” and wild-type tomatoes under organic and conventional farming. *Microorganisms*, *10*(11), 2240. <https://doi.org/10.3390/microorganisms10112240>
- Gruda, N. S. (2019). Increasing sustainability of growing media constituents and stand-alone substrates in soilless culture systems. *Agronomy*, *9*(6), 298. <https://doi.org/10.3390/agronomy9060298>
- Grunert, O., Hernandez-Sanabria, E., Buysens, S., De Neve, S., Van Labeke, M.-C., Reheul, D., & Boon, N. (2020). In-depth observation on the microbial and fungal community structure of four contrasting tomato cultivation systems in soil based and soilless culture systems. *Frontiers in Plant Science*, *11*, 520834. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.520834>
- Grunert, O., Hernandez-Sanabria, E., Vilchez-Vargas, R., Jauregui, R., Pieper, D. H., Perneel, M., Van Labeke, M.-C., Reheul, D., & Boon, N. (2016). Mineral and organic growing media have distinct community structure, stability and functionality in soilless culture systems. *Scientific Reports*, *6*(1). <https://doi.org/10.1038/srep18837>
- Grunert, O., Robles-Aguilar, A. A., Hernandez-Sanabria, E., Schrey, S. D., Reheul, D., Van Labeke, M.-C., Vlaeminck, S. E., Vandekerckhove, T. G. L., Mysara, M., Monsieurs, P., Temperton, V. M., Boon, N., & Jablonowski, N. D. (2019). Tomato plants rather than fertilizers drive microbial community structure in horticultural growing media. *Scientific Reports*, *9*(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-019-45290-0>
- Hahn, M. (2014). The rising threat of fungicide resistance in plant pathogenic fungi: Botrytis as a case study. *Journal of Chemical Biology*, *7*(4), 133-141. <https://doi.org/10.1007/s12154-014-0113-1>
- Haile, S., & Ayele, A. (2022). Pectinase from microorganisms and its industrial applications. *The Scientific World Journal*, *2022*, 1881305. <https://doi.org/10.1155/2022/1881305>
- Halbert-Howard, A., Häfner, F., Karlowsky, S., Schwarz, D., & Krause, A. (2021). Evaluating recycling fertilizers for tomato cultivation in hydroponics, and their

- impact on greenhouse gas emissions. *Environmental Science and Pollution Research International*, 28(42), 59284-59303. <https://doi.org/10.1007/s11356-020-10461-4>
- Hammer, Ø., Harper, D. A., & Ryan, P. D. (2001). PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia electronica*, 4(1), 1-9.
- Holden, N., Pritchard, L., & Toth, I. (2009). Colonization outwith the colon: Plants as an alternative environmental reservoir for human pathogenic enterobacteria. *FEMS Microbiology Reviews*, 33(4), 689-703. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6976.2008.00153.x>
- Hugouvieux-Cotte-Pattat, N., Condemine, G., & Shevchik, V. E. (2014). Bacterial pectate lyases, structural and functional diversity. *Environmental Microbiology Reports*, 6(5), 427-440. <https://doi.org/10.1111/1758-2229.12166>
- Ikeda-Ohtsubo, W., Brugman, S., Warden, C. H., Rebel, J. M. J., Folkerts, G., & Pieterse, C. M. J. (2018). How can we define «Optimal Microbiota?»: A comparative review of structure and functions of microbiota of animals, fish, and plants in agriculture. *Frontiers in Nutrition*, 5, 90. <https://doi.org/10.3389/fnut.2018.00090>
- Jaccard, P. (1912). The Distribution of the Flora in the Alpine Zone. *New Phytologist*, 11(2), 37-50. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1912.tb05611.x>
- Jacob, C., Velásquez, A. C., Josh, N. A., Settles, M., He, S. Y., & Melotto, M. (2021). Dual transcriptomic analysis reveals metabolic changes associated with differential persistence of human pathogenic bacteria in leaves of *Arabidopsis* and lettuce. *G3: Genes/Genomes/Genetics*, 11(12). <https://doi.org/10.1093/g3journal/jkab331>
- Janda, J. M., & Abbott, S. L. (2021). The changing face of the family *Enterobacteriaceae* (Order: “Enterobacterales”): New members, taxonomic issues, geographic expansion, and new diseases and disease syndromes. *Clinical Microbiology Reviews*, 34(2), e00174-20. <https://doi.org/10.1128/CMR.00174-20>
- Jo, S. H., & Park, J. M. (2019). The dark side of organic vegetables: Interactions of human enteropathogenic bacteria with plants. *Plant Biotechnology Reports*, 13(2). <https://doi.org/10.1007/s11816-019-00536-1>

- Juroszek, P., Lumpkin, H. M., Yang, R.-Y., Ledesma, D. R., & Ma, C.-H. (2009). Fruit quality and bioactive compounds with antioxidant activity of tomatoes grown on-farm: comparison of organic and conventional management systems. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 57(4), 1188-1194. <https://doi.org/10.1021/jf801992s>
- Kang, S.-M., Imran, M., Shaffique, S., Kwon, E.-H., Park, Y.-S., & Lee, I.-J. (2022). Growth and photosynthetic characteristics of sesame seedlings with gibberellin-producing *Rhodobacter sphaeroides* SIR03 and Biochar. *International Journal of Plant Biology*, 13(3). <https://doi.org/10.3390/ijpb13030022>
- Kapoulas, N., Ilić, Z. S., Đurovka, M., Trajković, R., & Milenković, L. (2011). Effect of organic and conventional production practices on nutritional value and antioxidant activity of tomatoes. *African Journal of Biotechnology*, 10(71), 15938-15945.
- Katsenios, N., Andreou, V., Sparangis, P., Djordjevic, N., Giannoglou, M., Chanioti, S., Stergiou, P., Xanthou, M.-Z., Kakabouki, I., Vlachakis, D., Djordjevic, S., Katsaros, G., & Efthimiadou, A. (2021). Evaluation of plant growth promoting bacteria strains on growth, yield, and quality of industrial tomato. *Microorganisms*, 9(10), 2099. <https://doi.org/10.3390/microorganisms9102099>
- Kimura, S., & Sinha, N. (2008). Tomato (*Solanum lycopersicum*): A Model Fruit-Bearing Crop. *Cold Spring Harbor Protocols*, 3(11), 1-9. <https://doi.org/10.1101/pdb.emo105>
- Kizheva, Y., Georgiev, G., Donchev, D., Dimitrova, M., Pandova, M., Rasheva, I., & Hristova, P. (2022). Cross-Over pathogenic bacteria detected in infected tomatoes (*Solanum lycopersicum* L.) and peppers (*Capsicum annuum* L.) in Bulgaria. *Pathogens*, 11(12), 1507. <https://doi.org/10.3390/pathogens11121507>
- Kraut-Cohen, J., Shapiro, O. H., Dror, B., & Cytryn, E. (2021). Pectin induced colony expansion of soil-derived *Flavobacterium* strains. *Frontiers in Microbiology*, 12, 651891. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.651891>
- Kwak, M.-J., Kong, H. G., Choi, K., Kwon, S.-K., Song, J. Y., Lee, J., Lee, P. A., Choi, S. Y., Seo, M., Lee, H. J., Jung, E. J., Park, H., Roy, N., Kim, H., Lee, M. M., Rubin, E. M., Lee, S.-W., & Kim, J. F. (2018). Rhizosphere microbiome structure alters to

- enable wilt resistance in tomato. *Nature Biotechnology*, 36(11).  
<https://doi.org/10.1038/nbt.4232>
- Lee, S.-K., Chiang, M.-S., Hseu, Z.-Y., Kuo, C.-H., & Liu, C.-T. (2022). A photosynthetic bacterial inoculant exerts beneficial effects on the yield and quality of tomato and affects bacterial community structure in an organic field. *Frontiers in Microbiology*, 13, 959080. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.959080>
- Leff, J. W., & Fierer, N. (2013). Bacterial communities associated with the surfaces of fresh fruits and vegetables. *PLoS ONE*, 8(3). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0059310>
- Lidbury, I. D. E. A., Scanlan, D. J., Murphy, A. R. J., Christie-Oleza, J. A., Aguilo-Ferretjans, M. M., Hitchcock, A., & Daniell, T. J. (2022). A widely distributed phosphate-insensitive phosphatase presents a route for rapid organophosphorus remineralization in the biosphere. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 119(5), e2118122119. <https://doi.org/10.1073/pnas.2118122119>
- Lopes, L. D., Pereira e Silva, M. de C., & Andreote, F. D. (2016). Bacterial abilities and adaptation toward the rhizosphere colonization. *Frontiers in Microbiology*, 7. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fmicb.2016.01341>
- Lugtenberg, B., Rozen, D. E., & Kamilova, F. (2017). Wars between microbes on roots and fruits. *Frontiers in Microbiology*, 8, 343. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.00343>
- Malacrino, A., Mosca, S., Li Destri Nicosia, M. G., Agosteo, G. E., & Schena, L. (2022). Plant genotype shapes the bacterial microbiome of fruits, leaves, and soil in olive plants. *Plants*, 11(5), 613. <https://doi.org/10.3390/plants11050613>
- Maluin, F. N., Hussein, M. Z., Nik Ibrahim, N. N. L., Wayayok, A., & Hashim, N. (2021). Some emerging opportunities of nanotechnology development for soilless and microgreen farming. *Agronomy*, 11(6). <https://doi.org/10.3390/agronomy11061213>
- Marín-Rodríguez, M. C., Orchard, J., & Seymour, G. B. (2002). Pectate lyases, cell wall degradation and fruit softening. *Journal of Experimental Botany*, 53(377), 2115-2119. <https://doi.org/10.1093/jxb/erf089>
- Mehlferber, E. C., McCue, K. F., Ferrel, J. E., Koskella, B., & Khanna, R. (2022). Temporally selective modification of the tomato rhizosphere and root microbiome by volcanic

- ash fertilizer containing micronutrients. *Applied and Environmental Microbiology*, 88(7), e00049-22. <https://doi.org/10.1128/aem.00049-22>
- Mitchell, A. E., Hong, Y.-J., Koh, E., Barrett, D. M., Bryant, D. E., Denison, R. F., & Kaffka, S. (2007). Ten-year comparison of the influence of organic and conventional crop management practices on the content of flavonoids in tomatoes. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 55(15), 6154-6159. <https://doi.org/10.1021/jf070344+>
- Mubarok, S., Farhah, F. F., Anas, Suwali, N., Kurnia, D., Kusumiyati, Suminar, E., & Ezura, H. (2019). Data on the yield and quality of organically hybrids of tropical tomato fruits at two stages of fruit maturation. *Data in Brief*, 25, 104031. <https://doi.org/10.1016/j.dib.2019.104031>
- Nathani, N. M., Patel, A. K., Dhamannapatil, P. S., Kothari, R. K., Singh, K. M., & Joshi, C. G. (2013). Comparative evaluation of rumen metagenome community using qPCR and MG-RAST. *AMB Express*, 3(55). <https://doi.org/10.1186/2191-0855-3-55>
- Neu, A. T., Allen, E. E., & Roy, K. (2021). Defining and quantifying the core microbiome: Challenges and prospects. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 118(51). <https://doi.org/10.1073/pnas.2104429118>
- Neubauer, V., Petri, R. M., Humer, E., Kröger, I., Reisinger, N., Baumgartner, W., Wagner, M., & Zebeli, Q. (2020). Starch-rich diet induced rumen acidosis and hindgut dysbiosis in dairy cows of different lactations. *Animals*, 10(10), 1727. <https://doi.org/10.3390/ani10101727>
- Nisar, N., Li, L., Lu, S., Khin, N. C., & Pogson, B. J. (2015). Carotenoid metabolism in plants. *Molecular Plant*, 8(1), 68-82. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2014.12.007>
- Noble, A. S., Noe, S., Clearwater, M. J., & Lee, C. K. (2020). A core phyllosphere microbiome exists across distant populations of a tree species indigenous to New Zealand. *PLoS ONE*, 15(8), e0237079. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0237079>
- Noel, J. T., Arrach, N., Alagely, A., McClelland, M., & Teplitski, M. (2010). Specific responses of *Salmonella enterica* to tomato varieties and fruit ripeness identified by

- in vivo expression technology. *PLoS ONE*, 5(8), e12406. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0012406>
- Noman, M., Ahmed, T., Ijaz, U., Shahid, M., Azizullah, Li, D., Manzoor, I., & Song, F. (2021). Plant–Microbiome Crosstalk: Dawning from composition and assembly of microbial community to improvement of disease resilience in plants. *International Journal of Molecular Sciences*, 22(13), 6852. <https://doi.org/10.3390/ijms22136852>
- Nonthakaew, N., Panbangred, W., Songnuan, W., & Intra, B. (2022). Plant growth-promoting properties of *Streptomyces* spp. Isolates and their impact on mung bean plantlets' rhizosphere microbiome. *Frontiers in Microbiology*, 13, 967415. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.967415>
- Nuzzo, A., Satpute, A., Albrecht, U., & Strauss, S. L. (2020). Impact of soil microbial amendments on tomato rhizosphere microbiome and plant growth in field soil. *Microbial Ecology*, 80(2). <https://doi.org/10.1007/s00248-020-01497-7>
- Obafemi, Y. D., Ajayi, A. A., Taiwo, O. S., Olorunsola, S. J., & Isibor, P. O. (2019). Isolation of polygalacturonase-producing bacterial strain from tomatoes (*Lycopersicon esculentum* Mill.). *International Journal of Microbiology*, 2019, 7505606. <https://doi.org/10.1155/2019/7505606>
- Obeng, F. A., Gyasi, P. B., Olu-Taiwo, M., & Ayeh-kumi, F. P. (2018). Microbial assessment of tomatoes (*Lycopersicon esculentum*) sold at some central markets in Ghana. *BioMed Research International*, 2018, 6743826. <https://doi.org/10.1155/2018/6743826>
- Oliveira, A. B., Moura, C. F. H., Gomes-Filho, E., Marco, C. A., Urban, L., & Miranda, M. R. A. (2013). The impact of organic farming on quality of tomatoes is associated to increased oxidative stress during fruit development. *PLoS ONE*, 8(2), e56354. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0056354>
- Ottesen, A. R., González Peña, A., White, J. R., Pettengill, J. B., Li, C., Allard, S., Rideout, S., Allard, M., Hill, T., Evans, P., Strain, E., Musser, S., Knight, R., & Brown, E. (2013). Baseline survey of the anatomical microbial ecology of an important food

- plant: *Solanum lycopersicum* (tomato). *BMC Microbiology*, *13*, 114. <https://doi.org/10.1186/1471-2180-13-114>
- Paasch, B. C., & He, S. Y. (2021). Toward understanding microbiota homeostasis in the plant kingdom. *PLOS Pathogens*, *17*(4), e1009472. <https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1009472>
- Passari, A. K., Upadhyaya, K., Singh, G., Abdel-Azeem, A. M., Thankappan, S., Uthandi, S., Hashem, A., Abd\_Allah, E. F., Malik, J. A., AS, A., Gupta, V. K., Ranjan, S., & Singh, B. P. (2019). Enhancement of disease resistance, growth potential, and photosynthesis in tomato (*Solanum lycopersicum*) by inoculation with an endophytic actinobacterium, *Streptomyces thermocarboxydus* strain BPSAC147. *PLoS ONE*, *14*(7), e0219014. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0219014>
- Pearce, S. L., Oakeshott, J. G., & Pandey, G. (2015). Insights into ongoing evolution of the hexachlorocyclohexane catabolic pathway from comparative genomics of ten *Sphingomonadaceae* strains. *G3: Genes/Genomes/Genetics*, *5*(6), 1081-1094. <https://doi.org/10.1534/g3.114.015933>
- Pieper, J. R., & Barrett, D. M. (2009). Effects of organic and conventional production systems on quality and nutritional parameters of processing tomatoes. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, *89*(2), 177-194. <https://doi.org/10.1002/jsfa.3437>
- Piquerez, S. J. M., Harvey, S. E., Beynon, J. L., & Ntoukakis, V. (2014). Improving crop disease resistance: Lessons from research on *Arabidopsis* and tomato. *Frontiers in Plant Science*, *5*, 671. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00671>
- Piraine, R. E. A., Leite, F. P. L., & Bochman, M. L. (2021). Mixed-Culture metagenomics of the microbes making sour beer. *Fermentation*, *7*(3). <https://doi.org/10.3390/fermentation7030174>
- Puón-Peláez, X.-H. D., McEwan, N. R., Gómez-Soto, J. G., Álvarez-Martínez, R. C., & Olvera-Ramírez, A. M. (2020). Metataxonomic and histopathological study of rabbit epizootic enteropathy in Mexico. *Animals*, *10*(6). <https://doi.org/10.3390/ani10060936>

- Quinet, M., Angosto, T., Yuste-Lisbona, F. J., Blanchard-Gros, R., Bigot, S., Martinez, J.-P., & Lutts, S. (2019). Tomato fruit development and metabolism. *Frontiers in Plant Science*, *10*, 1554. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01554>
- Ray, P., Lakshmanan, V., Labbé, J. L., & Craven, K. D. (2020). Microbe to Microbiome: A paradigm shift in the application of microorganisms for sustainable agriculture. *Frontiers in Microbiology*, *11*, 622926. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.622926>
- Readyhough, T., Neher, D. A., & Andrews, T. (2021). Organic amendments alter soil hydrology and belowground microbiome of Tomato (*Solanum lycopersicum*). *Microorganisms*, *9*(8), 1561. <https://doi.org/10.3390/microorganisms9081561>
- Renaut, S., Masse, J., Norrie, J. P., Blal, B., & Hijri, M. (2019). A commercial seaweed extract structured microbial communities associated with tomato and pepper roots and significantly increased crop yield. *Microbial Biotechnology*, *12*(6). <https://doi.org/10.1111/1751-7915.13473>
- Rendón-Ducoing, M.G. (2022). Evaluación de la vida de anaquel de tomate (*Solanum lycopersicum* cv. "Merlice") cultivado en sistemas orgánico y convencional. [Tesis de licenciatura, Universidad Autónoma de Querétaro]. Repositorio Institucional de la Universidad Autónoma de Querétaro. <http://ri-ng.uaq.mx/handle/123456789/2830>
- Resendiz-Nava, C. N., Silva-Rojas, H. V., Rebollar-Alviter, A., Rivera-Pastrana, D. M., Mercado-Silva, E. M., & Nava, G. M. (2022). A comprehensive evaluation of *Enterobacteriaceae* primer sets for analysis of host-associated microbiota. *Pathogens*, *11*(1). <https://doi.org/10.3390/pathogens11010017>
- Riahi, A., Hdider, C., Sanaa, M., Tarchoun, N., Kheder, M. B., & Guezal, I. (2009). Effect of conventional and organic production systems on the yield and quality of field tomato cultivars grown in Tunisia. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, *89*(13), 2275-2282. <https://doi.org/10.1002/jsfa.3720>
- Rilling, J. I., Acuña, J. J., Sadowsky, M. J., & Jorquera, M. A. (2018). Putative nitrogen-fixing bacteria associated with the rhizosphere and root endosphere of wheat plants



- grown in an andisol from Southern Chile. *Frontiers in Microbiology*, 9, 2710.  
<https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.02710>
- Rodríguez-Ortega, W. M., Martínez, V., Nieves, M., Simón, I., Lidón, V., Fernandez-Zapata, J. C., Martínez-Nicolas, J. J., Cámara-Zapata, J. M., & García-Sánchez, F. (2019). Agricultural and physiological responses of tomato plants grown in different soilless culture systems with saline water under greenhouse conditions. *Scientific Reports*, 9(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-019-42805-7>
- Ronga, D., Lovelli, S., Zaccardelli, M., Perrone, D., Ulrici, A., Francia, E., Milc, J., & Pecchioni, N. (2015). Physiological responses of processing tomato in organic and conventional Mediterranean cropping systems. *Scientia Horticulturae*, 190, 161-172.  
<https://doi.org/10.1016/j.scienta.2015.04.027>
- Ronga, D., Caradonia, F., Vitti, A., & Francia, E. (2021). Agronomic comparisons of heirloom and modern processing tomato genotypes cultivated in organic and conventional farming systems. *Agronomy*, 11(2).  
<https://doi.org/10.3390/agronomy11020349>
- Runge, P., Ventura, F., Kemen, E., & Stam, R. (2022). Distinct phyllosphere microbiome of wild tomato species in central Peru upon dysbiosis. *Microbial Ecology*, 85(1), 1-16.  
<https://doi.org/10.1007/s00248-021-01947-w>
- Salas-Méndez, E. de J., Vicente, A., Pinheiro, A. C., Ballesteros, L. F., Silva, P., Rodríguez-García, R., Hernández-Castillo, F. D., Díaz-Jiménez, M. de L. V., Flores-López, M. L., Villarreal-Quintanilla, J. Á., Peña-Ramos, F. M., Carrillo-Lomelí, D. A., & Jasso de Rodríguez, D. (2019). Application of edible nanolaminate coatings with antimicrobial extract of *Flourensia cernua* to extend the shelf-life of tomato (*Solanum lycopersicum* L.) fruit. *Postharvest Biology and Technology*, 150, 19-27.  
<https://doi.org/10.1016/j.postharvbio.2018.12.008>
- Samayoa, B. E., Shen, F.-T., Lai, W.-A., & Chen, W.-C. (2020). Screening and assessment of potential plant growth-promoting bacteria associated with *Allium cepa* Linn. *Microbes and Environments*, 35(2), ME19147.  
<https://doi.org/10.1264/jsme2.ME19147>

- Schmitz, L., Yan, Z., Schneijderberg, M., de Roij, M., Pijnenburg, R., Zheng, Q., Franken, C., Dechesne, A., Trindade, L. M., van Velzen, R., Bisseling, T., Geurts, R., & Cheng, X. (2022). Synthetic bacterial community derived from a desert rhizosphere confers salt stress resilience to tomato in the presence of a soil microbiome. *The ISME Journal*, *16*(8), 1907-1920. <https://doi.org/10.1038/s41396-022-01238-3>
- Segata, N., Izard, J., Waldron, L., Gevers, D., Miropolsky, L., Garrett, W. S., & Huttenhower, C. (2011). Metagenomic biomarker discovery and explanation. *Genome Biology*, *12*(6), R60. <https://doi.org/10.1186/gb-2011-12-6-r60>
- Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera (SIAP). (2020). *Panorama Agroalimentario 2020*. Recuperado el 24 de octubre de 2021 de [https://nube.siap.gob.mx/gobmx\\_publicaciones\\_siap/pag/2020/Atlas-Agroalimentario-2020](https://nube.siap.gob.mx/gobmx_publicaciones_siap/pag/2020/Atlas-Agroalimentario-2020)
- Sharpe, R. M., Gustafson, L., Hewitt, S., Kilian, B., Crabb, J., Hendrickson, C., Jiwan, D., Andrews, P., & Dhingra, A. (2020). Concomitant phytonutrient and transcriptome analysis of mature fruit and leaf tissues of tomato (*Solanum lycopersicum* L. cv. Oregon Spring) grown using organic and conventional fertilizer. *PLoS ONE*, *15*(1), e0227429. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0227429>
- Singh, P., Chauhan, P. K., Upadhyay, S. K., Singh, R. K., Dwivedi, P., Wang, J., Jain, D., & Jiang, M. (2022). Mechanistic insights and potential use of siderophores producing microbes in rhizosphere for mitigation of stress in plants grown in degraded land. *Frontiers in Microbiology*, *13*, 898979. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.898979>
- Song, Q., Fu, H., Shi, Q., Shan, X., Wang, Z., Sun, Z., & Li, T. (2022). Overfertilization reduces tomato yield under long-term continuous cropping system via regulation of soil microbial community composition. *Frontiers in Microbiology*, *13*, 952021. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.952021>
- Soumare, A., Diedhiou, A. G., Thuita, M., Hafidi, M., Ouhdouch, Y., Gopalakrishnan, S., & Kouisni, L. (2020). Exploiting biological nitrogen fixation: a route towards a sustainable agriculture. *Plants*, *9*(8), 1011. <https://doi.org/10.3390/plants9081011>

- Sudarikov, K., Tyakht, A., & Alexeev, D. (2017). Methods for the metagenomic data visualization and analysis. *Current Issues in Molecular Biology*, 24(1), 37-58. <https://doi.org/10.21775/cimb.024.037>
- Takahashi, H., Shimizu, A., Arie, T., Rosmalawati, S., Fukushima, S., Kikuchi, M., Hikichi, Y. 6, Kanda, A., Takahashi, A., Kiba, A., Ohnishi, K., Ichinose, Y., Taguchi, F., Yasuda, C., Kodama, M., Egusa, M., Masuta, C., Sawada, H., Shibata, D., Watanabe, Y. (2004). Catalog of Micro-Tom tomato responses to common fungal, bacterial, and viral pathogens. *Journal of General Plant Pathology*, 71, 8-22. <https://doi.org/10.1007/s10327-004-0168-x>
- Takahashi, S., Tomita, J., Nishioka, K., Hisada, T., & Nishijima, M. (2014). Development of a prokaryotic universal primer for simultaneous analysis of bacteria and archaea using next-generation sequencing. *PLoS ONE*, 9(8). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0105592>
- Tang, T., Sun, X., Dong, Y., & Liu, Q. (2019). *Erythrobacter aureus* sp. Nov., a plant growth-promoting bacterium isolated from sediment in the Yellow Sea, China. *3 Biotech*, 9(11). <https://doi.org/10.1007/s13205-019-1958-3>
- Tang, T., Sun, X., Liu, Q., Dong, Y., & Xiang, Y. (2020). Different effects of soil bacterial communities affected by biocontrol agent YH-07 on tomato *Fusarium* wilt inhibition. *RSC Advances*, 10(58), 34977-34985. <https://doi.org/10.1039/d0ra05452f>
- Tayi, L., Maku, R., Patel, H. K., & Sonti, R. V. (2016). Action of multiple cell wall-degrading enzymes is required for elicitation of innate immune responses during *Xanthomonas oryzae* pv. *Oryzae* infection in rice. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 29(8), 599-608. <https://doi.org/10.1094/MPMI-02-16-0039-R>
- Telias, A., White, J. R., Pahl, D. M., Ottesen, A. R., & Walsh, C. S. (2011). Bacterial community diversity and variation in spray water sources and the tomato fruit surface. *BMC Microbiology*, 11(1). <https://doi.org/10.1186/1471-2180-11-81>
- Tolesa, G. N., & Workneh, T. S. (2017). Influence of storage environment, maturity stage and pre-storage disinfection treatments on tomato fruit quality during winter in

- KwaZulu-Natal, South Africa. *Journal of Food Science and Technology*, 54(10), 3230-3242. <https://doi.org/10.1007/s13197-017-2766-6>
- US EPA. (2015, julio 24). *Organic Farming* [Overviews and Factsheets]. US EPA. <https://www.epa.gov/agriculture/organic-farming>
- van Bruggen, A. H. C., Gamliel, A., & Finckh, M. R. (2016). Plant disease management in organic farming systems. *Pest Management Science*, 72(1), 30-44. <https://doi.org/10.1002/ps.4145>
- Vandenkoornhuysse, P., Quaiser, A., Duhamel, M., Le Van, A., & Dufresne, A. (2015). The importance of the microbiome of the plant holobiont. *The New Phytologist*, 206(4), 1196-1206. <https://doi.org/10.1111/nph.13312>
- Vargas, P., Bosmans, L., Van Calenberge, B., Van Kerckhove, S., Lievens, B., & Rediers, H. (2021). Bacterial community dynamics of tomato hydroponic greenhouses infested with hairy root disease. *FEMS Microbiology Ecology*, 97(12). <https://doi.org/10.1093/femsec/fiab153>
- Větrovský, T., & Baldrian, P. (2013). The variability of the *16S rRNA* gene in bacterial genomes and its consequences for bacterial community analyses. *PLoS ONE*, 8(2). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0057923>
- Vigar, V., Myers, S., Oliver, C., Arellano, J., Robinson, S., & Leifert, C. (2019). A systematic review of organic versus conventional food consumption: is there a measurable benefit on human health?. *Nutrients*, 12(1), 7. <https://doi.org/10.3390/nu12010007>
- Vinha, A. F., Barreira, S. V. P., Costa, A. S. G., Alves, R. C., & Oliveira, M. B. P. P. (2014). Organic versus conventional tomatoes: Influence on physicochemical parameters, bioactive compounds, and sensorial attributes. *Food and Chemical Toxicology: An International Journal Published for the British Industrial Biological Research Association*, 67, 139-144. <https://doi.org/10.1016/j.fct.2014.02.018>
- Visconti, S., Astolfi, M. L., Battistoni, A., & Ammendola, S. (2022). Impairment of the Zn/Cd detoxification systems affects the ability of *Salmonella* to colonize *Arabidopsis thaliana*. *Frontiers in Microbiology*, 13, 975725. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.975725>

- Wang, P., Kong, X., Chen, H., Xiao, Y., Liu, H., Li, X., Zhang, Z., Tan, X., Wang, D., Jin, D., Deng, Y., & Cernava, T. (2021). Exploration of intrinsic microbial community modulators in the rice endosphere indicates a key role of distinct bacterial taxa across different cultivars. *Frontiers in Microbiology*, *12*, 629852. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.629852>
- Wang, Y., Pruitt, R. N., Nürnberger, T., & Wang, Y. (2022). Evasion of plant immunity by microbial pathogens. *Nature Reviews Microbiology*, 1-16. <https://doi.org/10.1038/s41579-022-00710-3>
- Wei, Z., Gu, Y., Friman, V.-P., Kowalchuk, G. A., Xu, Y., Shen, Q., & Jousset, A. (2019). Initial soil microbiome composition and functioning predetermine future plant health. *Science Advances*, *5*(9). <https://doi.org/10.1126/sciadv.aaw0759>
- Weiss, S., Van Treuren, W., Lozupone, C., Faust, K., Friedman, J., Deng, Y., Xia, L. C., Xu, Z. Z., Ursell, L., Alm, E. J., Birmingham, A., Cram, J. A., Fuhrman, J. A., Raes, J., Sun, F., Zhou, J., & Knight, R. (2016). Correlation detection strategies in microbial data sets vary widely in sensitivity and precision. *The ISME Journal*, *10*(7), 1669-1681. <https://doi.org/10.1038/ismej.2015.235>
- Willer, H., & Lernoud, J. (2016). *The World of Organic Agriculture. Statistics and Emerging Trends 2016* (H. Willer & J. Lernoud, Eds.). Research Institute of Organic Agriculture FiBL and IFOAM Organics International. <http://orgprints.org/31151/>
- Wipf, H. M.-L., Bùì, T.-N., & Coleman-Derr, D. (2021). Distinguishing between the impacts of heat and drought stress on the root microbiome of *Sorghum bicolor*. *Phytobiomes Journal*, *5*(2), 166-176. <https://doi.org/10.1094/PBIOMES-07-20-0052-R>
- Xiong, J., Tian, Y., Wang, J., Liu, W., & Chen, Q. (2017). Comparison of Coconut Coir, Rockwool, and Peat Cultivations for Tomato Production: Nutrient Balance, Plant Growth and Fruit Quality. *Frontiers in Plant Science*, *8*, 1327. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01327>
- Yang, L., Huang, W., Xiong, F., Xian, Z., Su, D., Ren, M., & Li, Z. (2017). Silencing of SIPL, which encodes a pectate lyase in tomato, confers enhanced fruit firmness,

- prolonged shelf-life and reduced susceptibility to grey mould. *Plant Biotechnology Journal*, 15(12), 1544-1555. <https://doi.org/10.1111/pbi.12737>
- Yang, Y., Dong, M., Cao, Y., Wang, J., Tang, M., & Ban, Y. (2017). Comparisons of soil properties, enzyme activities and microbial communities in heavy metal contaminated bulk and rhizosphere soils of *Robinia pseudoacacia* L. in the Northern foot of Qinling Mountain. *Forests*, 8(11). <https://doi.org/10.3390/f8110430>
- Yurgel, S. N., Douglas, G. M., Dusault, A., Percival, D., & Langille, M. G. I. (2018). Dissecting community structure in wild blueberry root and soil microbiome. *Frontiers in Microbiology*, 9, 1187. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.01187>
- Zarkani, A. A., & Schikora, A. (2021). Mechanisms adopted by *Salmonella* to colonize plant hosts. *Food Microbiology*, 99, 103833. <https://doi.org/10.1016/j.fm.2021.103833>
- Zarraonaindia, I., Martínez-Goñi, X. S., Liñero, O., Muñoz-Colmenero, M., Aguirre, M., Abad, D., Baroja-Careaga, I., de Diego, A., Gilbert, J. A., & Estonba, A. (2020). Response of horticultural soil microbiota to different fertilization practices. *Plants*, 9(11), 1501. <https://doi.org/10.3390/plants9111501>
- Zhang, Z., Xiao, Y. S., Zhan, Y., Zhang, Z., Liu, Y., Wei, Y., Xu, T., & Li, J. (2022). Tomato microbiome under long-term organic and conventional farming. *iMeta*, 1(3), e48. <https://doi.org/10.1002/imt2.48>
- Zhao, Q., Yue, S., Bilal, M., Hu, H., Wang, W., & Zhang, X. (2017). Comparative genomic analysis of 26 *Sphingomonas* and *Sphingobium* strains: Dissemination of bioremediation capabilities, biodegradation potential and horizontal gene transfer. *The Science of the Total Environment*, 609, 1238-1247. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.07.249>
- Zhou, X., Wang, J., Liu, F., Liang, J., Zhao, P., Tsui, C. K. M., & Cai, L. (2022). Cross-kingdom synthetic microbiota supports tomato suppression of *Fusarium* wilt disease. *Nature Communications*, 13, 7890. <https://doi.org/10.1038/s41467-022-35452-6>
- Zhou, X., Wang, J.-T., Wang, W.-H., Tsui, C. K., & Cai, L. (2021). Changes in bacterial and fungal microbiomes associated with tomatoes of healthy and infected by *Fusarium*

*oxysporum* f. Sp. *Lycopersici*. *Microbial Ecology*, 81(4).  
<https://doi.org/10.1007/s00248-020-01535-4>

Zhu, Y., Xiong, C., Wei, Z., Chen, Q., Ma, B., Zhou, S., Tan, J., Zhang, L., Cui, H., & Duan, G. (2022). Impacts of global change on the phyllosphere microbiome. *The New Phytologist*, 234(6), 1977-1986. <https://doi.org/10.1111/nph.17928>

Zuluaga, M. Y. A., Milani, K. M. L., Gonçalves, L. S. A., & Oliveira, A. L. M. de. (2020). Diversity and plant growth-promoting functions of diazotrophic/N-scavenging bacteria isolated from the soils and rhizospheres of two species of *Solanum*. *PLoS ONE*, 15(1), e0227422. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0227422>