

CAPACIDAD FITOPATOLÓGICA DE *Burkholderia glumae* EN SIETE VARIEDADES DE ARROZ COMERCIALES DE PANAMÁ¹

Rito Herrera²; Martha de Von Chong³; Felipe González⁴;

Víctor Camargo⁵; José Yau⁶; Alexis Artola⁷

RESUMEN

Burkholderia glumae es el agente causal del añublo bacterial de la panícula del arroz, enfermedad que ocasiona considerables pérdidas en la producción de los cultivos en Panamá y en muchos países de América Latina. Esta enfermedad fue descrita por primera vez en Panamá en los años 2002 y 2005. Debido a que el arroz es uno de los cultivos más importantes en Panamá, está claro que una distribución amplia del añublo bacterial de la panícula se convertiría en una gran desventaja para la agroeconomía del país. Las consecuencias directas a nivel agronómico serían pérdidas en el rendimiento y estabilidad de la producción, ya que este patógeno tiene el potencial de reducirla hasta en un 75%, en regiones severamente afectadas, provoca disminución del peso del grano, esterilidad de las flores e inhibición de la germinación de la semilla. El objetivo de este trabajo fue cuantificar la resistencia a la infección por *B. glumae* de siete variedades distintas de arroz comerciales cultivadas en Panamá. Se evaluaron las variedades frente a seis concentraciones de cultivo fresco bacteriano, incubadas a tres temperaturas diferentes (25 °C, 30 °C y 34 °C). Se observaron diferencias significativas entre temperatura y nivel de infección predominantes por variedad de arroz, sin embargo, el análisis reveló que no existen diferencias significativas entre las concentraciones de inóculo bacteriano y los niveles de infección de las distintas variedades de arroz estudiadas. Se observó que a 25 °C todas las variedades de arroz presentaron un menor grado de susceptibilidad con respecto a las variedades incubadas a 30 °C y 34 °C. De igual forma, la variedad más susceptible a la infección por *B. glumae* fue la GAB-11 y las menos susceptibles fueron la I-145-05, I-54-05 y la I-FL-106-11 a 30 °C y 34 °C.

Palabras clave: Añublo bacterial, temperatura, dilución, inóculo bacterial, semilla.

¹ Recepción: 30 de septiembre de 2020. Aceptación: 24 de abril de 2021. Instituto de Innovación Agropecuaria de Panamá (IDIAP).

² IDIAP. Centro de Innovación Agropecuaria en Recursos Genéticos. Ph.D. Microbiología. e-mail: rhv76@yahoo.es

³ Universidad de Panamá, Centro Regional Universitario de Coclé. M.Sc. Fitopatología.

⁴ IDIAP. Centro de Innovación Agropecuaria Oriental. M.Sc. Fitopatología.

⁵ IDIAP. Centro de Innovación Agropecuaria en Recursos Genéticos. Ing. Agr.

⁶ IDIAP. Centro de Innovación Agropecuaria en Recursos Genéticos. Ph.D. Agricultura Protegida.

⁷ Universidad Especializada de las Américas. M.Sc. Microbiología Aplicada.



Este trabajo está licenciado bajo una [licencia Creative Commons Attribution-NonCommercial-ShareAlike 4.0 International](https://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/4.0/)

PHYTOPATHOLOGICAL CAPACITY OF *Burkholderia glumae* IN SEVEN COMMERCIAL RICE VARIETIES FROM PANAMA

ABSTRACT

Burkholderia glumae is the causal agent of bacterial blight of the rice panicle, a disease that causes considerable losses in crop production in Panama and in many Latin American countries. This disease was first described in Panama in 2002 and 2005. Because rice is one of the most important crops in Panama, it is clear that a wide distribution of the bacterial blight of the panicle would become a great disadvantage for the agricultural economy of the country. The direct consequences at the agronomic level would be losses in yield and production stability, due to this pathogen has the potential to reduce it up to 75%, in severely affected regions, causes decrease in grain weight, flowers sterility and inhibition of seed germination. The objective of this work was to quantify the resistance to infection by *B. glumae* of seven different varieties of commercial rice grown in Panama. Varieties were evaluated against 6 concentrations of fresh bacterial culture, incubated at three different temperatures (25 °C, 30 °C and 34 °C). Significant differences were observed between temperature and predominant level of infection by variety of rice, nevertheless the analysis revealed that there were no significant differences between the concentrations of bacterial inoculum and the levels of infection of the different studied rice varieties. It was observed that at 25 °C all varieties of rice showed a lower degree of susceptibility with respect to the varieties incubated at 30 °C and 34 °C. Similarly, the most susceptible variety to infection by *B. glumae* was GAB-11 and the least susceptible were I-145-05, I-54-05 and I-FL-106-11 at 30 °C and 34 °C.

Key words: Bacterial blight, temperature, dilution, bacterial inoculum, seed.

INTRODUCCIÓN

El arroz es un cereal de gran importancia en Asia, Latinoamérica y África. Ocupa el segundo lugar después del maíz en producción a nivel mundial y se estima que siga creciendo en los años siguientes debido a que se ha expandido en 1,8% por año, arriba del rango de crecimiento poblacional. Sin embargo, este incremento puede verse reducido en un futuro por enfermedades que se han venido desarrollando en los últimos años como añublo bacteriano de la panícula causado por *Burkholderia glumae*. Esta fitopatología fue reportada en Panamá en 2002 (Calpe, 2002).



Este trabajo está licenciado bajo una [licencia Creative Commons Attribution-NonCommercial-ShareAlike 4.0 International](https://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/4.0/).

El género *Burkholderia* fue establecido en 1992 (Yabuuchi et al., 1992) y está conformado por especies previamente incluidas en el género *Pseudomonas*. Para el año 2009 habían sido reportadas 59 especies las cuales se caracterizan por ser bacterias Gram-negativas, pertenecientes al phylum β -Proteobacteria, tener forma de bacilo, un metabolismo oxidativo y ser móviles (Coenye, 2009). A nivel agronómico son importantes las especies *B. cepacia* asociada a cebolla, *B. andropogonis* que infecta entre otros el sorgo y el maíz, *B. caryophylli* que se encuentra en clavel y *B. gladioli* que se encuentra asociado a gladiola y arroz, causando pudrición suave y necrosis severa en tejidos (Viallard et al., 1998).

Burkholderia glumae (Urakami et al., 1994) se asocia al suelo, a la rizósfera y a la superficie de diversas plantas donde se considera epífita, sin provocar daño al hospedero, pero constituyendo un importante reservorio que puede dar origen a patologías bajo ciertas condiciones en numerosos cultivos (Compant et al., 2008).

La pudrición bacteriana de la panícula ha sido atribuida a diferentes factores abióticos incluyendo altas temperaturas, estrés hídrico y fitotoxicidad cerca de la zona radicular. La temperatura óptima para el crecimiento de *Burkholderia glumae* está en un rango de 30° a 35° C y un punto de muerte térmica de 70° C (Kurita y Tabei, 1964). El patógeno se transmite por la semilla, flores, hojas y residuos de cosecha. Puede vivir en las raíces del arroz sin mostrar síntomas y durante el hinchamiento de la panícula crece en los tallos y hojas. El período crítico de la infección es durante la emergencia de la panícula y la floración. Se multiplica rápido en las panículas e infecta las espiguillas una vez que estas emergen. El daño lo causa el taponamiento de los haces vasculares de la planta causado por la producción de la toxoflavina, una toxina que es sintetizada por la bacteria a temperaturas de 30° a 37° C (Degrassi et al., 2008). La toxoflavina actúa como un transportador de electrones entre NADH y el oxígeno sin la intermediación de los citocromos, generando peróxido de hidrógeno (Latusan y Berends, 1961). Este último es altamente tóxico para diversos tipos de células, provocando daño tisular y un efecto antimicrobiano. Este mecanismo de acción explica la ausencia de toxicidad de la toxoflavina bajo condiciones anaeróbicas (Suzuki et al., 2004).



Este trabajo está licenciado bajo una [licencia Creative Commons Attribution-NonCommercial-ShareAlike 4.0 International](https://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/4.0/).

La producción de la toxina depende de la temperatura y ocurre entre 30 °C y 37 °C (Matsuda y Sato, 1988). A temperaturas inferiores a ese rango puede suceder la multiplicación bacteriana, pero sin darse la síntesis de la toxina. Por otro lado, la síntesis de la toxoflavina depende de la densidad de la población bacteriana y es regulada mediante un mecanismo conocido como *quorum sensing* (Kim et al., 2004). Este fenómeno implica la síntesis de moléculas de señalización intercelular que, en el caso de bacterias Gram-negativas como *B. glumae*, son N-acil-homoserina-lactonas (Fuqua y Greenberg, 2002).

Las variedades de arroz generadas en Panamá, son el resultado de evaluaciones y selección durante varios ciclos, dentro del sistema de evaluación de cultivares del IDIAP (Instituto de Innovación Agropecuaria de Panamá) que comprende las siguientes etapas: el vivero de observación, ensayos de rendimiento y las pruebas regionales para determinar su valor agronómico, industrial y culinario, bajo los sistemas productivos de riego y secano favorecido. El objetivo de este trabajo fue cuantificar la resistencia a la infección por *B. glumae* de siete variedades distintas de arroz comerciales cultivadas en Panamá, esto es determinante para la selección de las mismas, tomando en cuenta algunos factores ambientales como la temperatura.

MATERIALES Y MÉTODOS

Material biológico

Se utilizaron siete variedades de arroz provenientes de lotes comerciales certificados, las cuales fueron facilitadas por el IDIAP. Las variedades fueron las siguientes: I-52-05, I-38, I-FL-106-11, I-54-05, I-145-05, I-FL-137-11, GAB-11. Como bacteria patógena, se utilizó la cepa 075-I09-2 de *B. glumae*, facilitada por el Laboratorio de Fitopatología del IDIAP en Tanara, Chepo.

Obtención del inóculo bacteriano

El inóculo bacteriano se preparó a partir de cultivos reactivados de la cepa 075-I09-2 de *B. glumae*. La bacteria se sembró en agar papa dextrosa (PDA) y posteriormente se incubó por 24 h a 30 °C. Transcurrido el tiempo de incubación y verificada la pureza del aislamiento, una colonia de la bacteria se sembró en 30 mL de caldo tioglicolato, el cual se mantuvo en agitación constante (150 rpm) por 24 h - temperatura ambiente. Luego se



Este trabajo está licenciado bajo una [licencia Creative Commons Attribution-NonCommercial-ShareAlike 4.0 International](https://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/4.0/).

hicieron diluciones 1/10 de la solución de tioglicolato en agua destilada estéril, hasta obtener una suspensión acuosa de la bacteria con una concentración equivalente a una absorbancia de $0,2 \pm 0,05$ a 600 nm (longitud de onda λ 600 nm), la cual corresponde a aproximadamente $1,0 \times 10^8$ unidades formadoras de colonia (UFC) por mL, según determinaciones realizadas previamente.

Desinfección de las semillas de arroz

Las semillas de arroz fueron previamente lavadas y desinfectadas en una solución de hipoclorito de sodio al 6% por 6 min, con agitación constante. Posteriormente, se descartó la solución desinfectante y se realizaron tres lavados de las semillas con agua destilada estéril. Adicionalmente, se hizo un segundo tratamiento de desinfección con etanol al 70% por 6 min y en agitación constante, seguido por tres lavados con agua destilada estéril. Una vez desinfectadas, las semillas fueron embebidas en agua destilada estéril por 48 h, se lavaron una vez más con agua destilada estéril y se transfirieron a cajas de Petri.

Inoculación de las semillas de arroz

Se inocularon las semillas de siete variedades de arroz partiendo de $1,0 \times 10^8$ UFC mL⁻¹ y diluciones sucesivas hasta $1,0 \times 10^3$ UFC mL⁻¹. Las semillas fueron sumergidas en las distintas suspensiones bacterianas por 30 min en agitación constante (150 rpm). Cumplido el tiempo se retiró el inóculo y las semillas de cada tratamiento se depositaron en cajas de Petri con papel absorbente húmedo estéril, luego se incubaron por siete días en oscuridad a tres temperaturas diferentes: 25 °C, 30 °C y 34 °C. Al tercer día de incubación se rehumedecieron las semillas con el fin de mantener constante la humedad. La severidad de la infección en las semillas se evaluó al día siete, después de la inoculación utilizando para ello un diseño experimental completamente al azar con tres repeticiones por tratamiento. Cada repetición consistió de 20 unidades experimentales (20 semillas). Como control, se utilizaron semillas sometidas al mismo tratamiento de desinfección, con la diferencia de que estas fueron sumergidas en agua destilada estéril en lugar de la suspensión bacteriana e igualmente se incubaron a las tres temperaturas utilizadas en las unidades experimentales.



Este trabajo está licenciado bajo una [licencia Creative Commons Attribution-NonCommercial-ShareAlike 4.0 International](https://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/4.0/).

Evaluación de la severidad de la infección:

La evaluación de la severidad de la infección se hizo en semillas individuales de cada tratamiento, según la escala de severidad propuesta por Devescovi et al. (2007) (Figura 1).

- a. Nivel de infección 1: plántulas completamente verdes e iguales de vigorosas a las del control no inoculado con *B. glumae*.
- b. Nivel de infección 2: plántulas completamente verdes, pero con un fenotipo menos vigoroso en comparación con el control no inoculado con *B. glumae*.
- c. Nivel de infección 3: plántulas con un desarrollo de la parte aérea de la planta, pero no mayor a 3,5 cm.
- d. Nivel de infección 4: plántulas con un desarrollo de la parte aérea de la planta, pero no mayor a 2 cm.
- e. Nivel de infección 5: plántulas con un desarrollo de la parte aérea de la planta, pero no mayor a 1 cm.
- f. Nivel de infección 6: coleóptilo y plúmula macerados, sin desarrollo de la planta.



Figura 1. Escala de severidad de la infección de *Burkholderia glumae* en semillas de arroz.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

De acuerdo a las pruebas estadísticas de Wilcoxon y Kruskal-Wallis ($p=0,05$), no existen diferencias significativas entre las concentraciones de inóculo bacteriano y las distintas variedades de arroz estudiadas. Lo que indica que todas las variedades sometidas al ensayo presentaron algún grado de susceptibilidad frente a la infección por *B. glumae*,



Este trabajo está licenciado bajo una [licencia Creative Commons Attribution-NonCommercial-ShareAlike 4.0 International](https://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/4.0/).

ya sea a la concentración de inóculo bacteriano más baja utilizada (1×10^3 UFC) como en la más alta (1×10^8 UFC). Por otro lado, se encontró un efecto inóculo dependiente en los ensayos realizados a 25 °C y 30 °C, esto quiere decir que a mayor concentración de inóculo bacteriano mayor es la infección por *B. glumae*. Sin embargo, esto no se observó en el ensayo realizado a 34 °C, debido tal vez a que el estrés térmico al cual fueron sometidas las semillas tuvo un mayor efecto que el inóculo bacteriano en sí, de acuerdo a los controles.

Se observaron diferencias entre las temperaturas y los niveles de infección predominantes por variedad de arroz. La variedad I-FL-106-11, presentó a 25 °C un mayor número de semillas infectadas entre los niveles de infección 1 al 3. A 30 °C el mayor número de semillas infectadas se amplió al nivel 4 y a 34 °C el nivel de infección 5 fue el que presentó mayor número de semillas infectadas.

A 25 °C la variedad GAB-11, presentó un mayor número de semillas infectadas en los niveles 4, 5 y 6; a 30 °C en los niveles 3, 4, 5 y 6; y a 34 °C el mayor número de semillas infectadas presentaron niveles de infección 2, 3, 4 y 5.

La variedad I-38 presentó un comportamiento uniforme para las tres temperaturas, presentándose así un mayor número de semillas infectadas en los niveles 1, 2 y 3 para 25 °C, 30 °C y 34 °C.

La variedad I-52-05 presentó mayor número de semillas infectadas en los niveles 3 y 4 a 25 °C; a 30 °C los niveles de infección predominantes fueron el 1,2,3,4 y 6; y a 34 °C no hubo predominancia de un nivel de infección sobre otro en las concentraciones de 10^3 a 10^6 , con excepción de las concentraciones 1×10^7 y 1×10^8 en donde los niveles 5 y 6 fueron predominantes.

Por otro lado, la variedad I-54-05 a 25 °C presentó un mayor número de semillas entre los niveles de infección 1 al 4; a 30 °C los niveles de infección predominantes estuvieron entre 1 y 5. A 34 °C se observó un mayor número de semillas infectadas con el nivel 5.



Este trabajo está licenciado bajo una [licencia Creative Commons Attribution-NonCommercial-ShareAlike 4.0 International](https://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/4.0/).

Para la variedad I-145-05 se observó que el nivel de infección 3 fue el dominante en las tres temperaturas a las que fueron evaluadas las semillas.

La variedad I-FL-137-11 a 25 °C presentó un mayor número de semillas infectadas con el nivel 4 de infección; a 30 °C los niveles de infección predominantes estuvieron entre 1 y 3. Se observó a 34 °C uniformidad en el número de semillas infectadas por nivel de infección con excepción de las concentraciones 1×10^7 y 1×10^8 en donde el nivel de infección 5 fue el predominante.

De acuerdo a la prueba estadística HSD de Tukey-Kramer el nivel de infección 3 fue el que mayormente se presentó en los ensayos realizados a 25 °C y 30 °C, mientras que el nivel de infección 5 fue el que mayormente se presentó en el ensayo realizado a 34 °C.

Existen diferencias significativas entre las temperaturas y la susceptibilidad de las variedades de arroz frente a la infección por *B. glumae*. Esto pudiera deberse en parte al estrés térmico al que fueron sometidas las semillas evaluadas a 30 °C y 34 °C.

De acuerdo a estudios realizados, en donde se evaluó el efecto del estrés térmico frente a plantas de arroz, se determinó que una variación de 5 °C por encima de la temperatura ambiental (26 – 27 °C) provoca que la germinación de las semillas disminuya entre 37% y 38% (Prasad et al., 2006).

Otro factor a considerar es la producción de una fitotoxina llamada toxoflavina (Ham et al., 2011). Esta fitotoxina cuya síntesis está ligada a la presencia de dos operones (*toxABCDE* y *toxFGHI*) y a dos genes (*toxJ* y *toxR*) ubicados en el cromosoma 2 del genoma de la bacteria (Yoneyama et al., 1998), es un importante factor de virulencia ya que es, según varias investigaciones, responsable de la sintomatología característica de la enfermedad del añublo bacterial en los cultivos de arroz (Buckle y Kartadarma, 1990). Diversos estudios indican que cepas de *B. glumae* mutantes con deficiencia de toxoflavina son cepas avirulentas (Buckle y Kartadarma, 1990; Jeong et al., 2003; Yoneyama et al., 1998). Contrario a esto, estudios realizados por Zuzuki et al. (2004), indican que las cepas donde se ven interrumpidos los genes que sintetizan la toxoflavina, son tan virulentas como



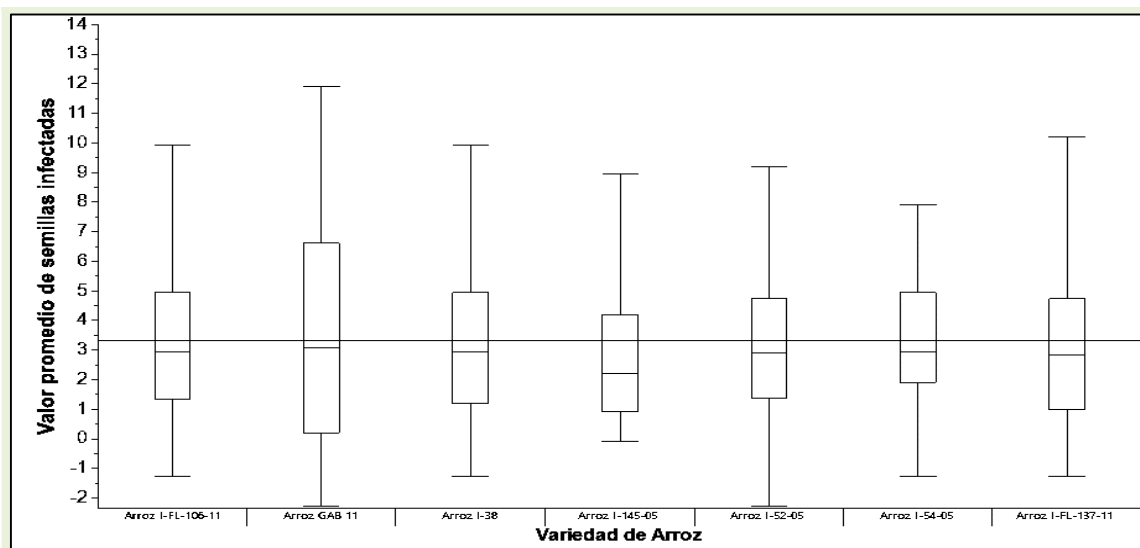
Este trabajo está licenciado bajo una [licencia Creative Commons Attribution-NonCommercial-ShareAlike 4.0 International](https://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/4.0/).

las cepas comunes, lo que podría indicar que la toxoflavina no actúa sola, sino en conjunto con otros factores como la temperatura para generar el daño que ocasiona.

La biosíntesis de la toxoflavina en *B. glumae* depende de la temperatura y ocurre entre 30 °C y 37 °C, siendo 32,4 °C la temperatura óptima de biosíntesis (Matsuda y Sato, 1988). A temperaturas inferiores a ese rango se presenta la multiplicación bacteriana, pero sin darse la síntesis de la toxina, lo cual pudiera explicar que a 25 °C todas las variedades presentaron una baja susceptibilidad frente a la infección por *B. glumae* (Figura 2).

A 30 °C la variedad que presentó menor susceptibilidad fue la I-145-05 y la variedad que presentó un mayor grado de susceptibilidad fue la GAB 11 (Figura 3). Según estudios realizados en el Instituto de Innovación Agropecuarias de Panamá (IDIAP) la variedad I-145-05 es una de las variedades más dinámicas presentes en Panamá, ya que presenta un mayor grado de competitividad ante suelos arenosos y a estrés hídrico.

Desde el punto de vista genético, la variedad I-145-05 fue producto de un mejoramiento con fines comerciales, apta para la siembra a gran escala y con una buena calidad molinera.



(La línea representa el valor promedio de semillas infectadas).

Figura 3. Análisis univariante de valor promedio de semillas infectadas por tratamiento con respecto a variedad de arroz a 30 °C.



Este trabajo está licenciado bajo una [licencia Creative Commons Attribution-NonCommercial-ShareAlike 4.0 International](https://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/4.0/).

La variedad GAB-11 es producto de un cruce interespecífico de parentales genéticamente alejados y fue modificada para crear cultivares ricos en Fe y Zn. Lo que pudiese explicar su alta sensibilidad a *B. glumae*, es decir al aumentar sus valores nutritivos, su competitividad frente a agentes patógenos pudiese haber quedado comprometida. Por otro lado, a 34 °C las variedades GAB-11 e I-FL-137-11 fueron las más afectadas por la infección mientras que presentaron menor grado de susceptibilidad las variedades I-54-05 e I-FL-106-11 (Figura 4).

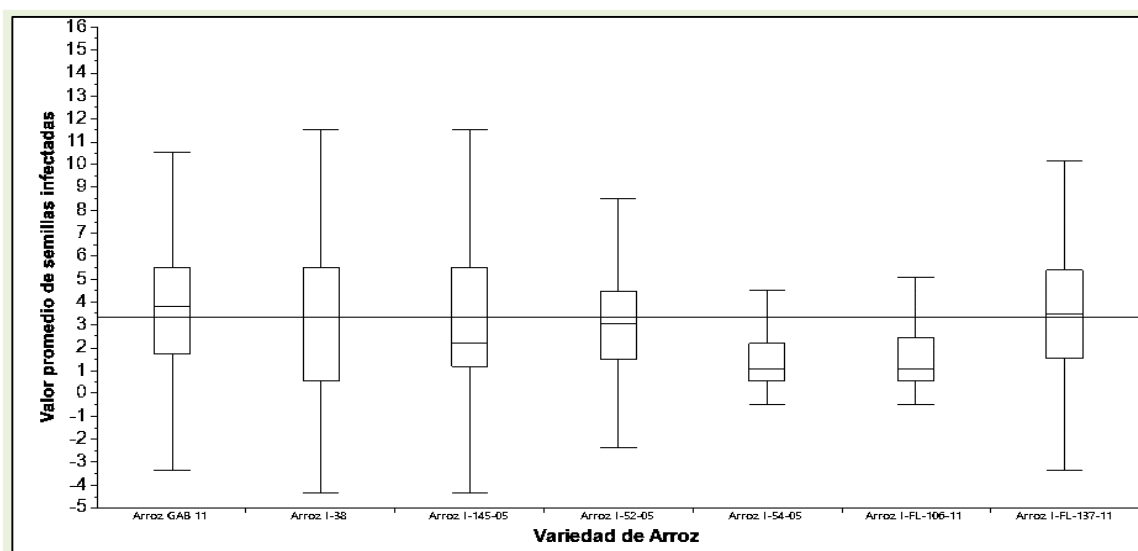
Las variedades I-54-05 e I-FL-106-11 fueron evaluadas y seleccionadas durante varios ciclos, dentro del sistema de evaluación de cultivares del IDIAP a nivel nacional, pasando por diferentes ensayos que mostraron, que ambas variedades presentan tolerancia moderada a algunos patógenos de importancia en cultivo de arroz en Panamá (*Pyricularia oryzae*, *Sarocladium oryzae* y *Rhizoctonia solani*).

Es importante señalar que los controles de los ensayos realizados a 34 °C mostraron plántulas con bajo crecimiento, asemejando a los niveles de infección 3 y 4. Esto apoya los resultados obtenidos en los ensayos, ya que las semillas incubadas a 34 °C fueron mayormente afectadas por la infección a *B. glumae*, sugiriendo un efecto combinado temperatura-infección.

Además, las plántulas presentaron crecimiento abundante de su sistema radical. Al respecto, Menzel (1983) al trabajar con papa y otros cultivos en condiciones *in vitro*, se encontró que, a temperaturas superiores a los 34 °C, se provocó un incremento en la producción endógena y en la actividad de las giberelinas, fitohormonas que estimulan el crecimiento vegetativo en hojas, yemas y raíces. El efecto más característico de las giberelinas es el provocar una elongación extrema de los internodos sin aumentar su número, en este caso el alargamiento es producido por la cantidad y tamaño de las células de las raíces, lo que coincide con los resultados obtenidos en esta investigación.



Este trabajo está licenciado bajo una [licencia Creative Commons Attribution-NonCommercial-ShareAlike 4.0 International](https://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/4.0/).



(La línea representa el valor promedio de semillas infectadas).

Figura 4. Análisis univariante de valor promedio de semillas infectadas por tratamiento con respecto a variedad de arroz a 34 °C.

CONCLUSIONES

- Las siete variedades de arroz sometidas al estudio fueron susceptibles a la infección por *B. glumae*. La variable temperatura fue un factor influyente en la susceptibilidad, a 25 °C las siete variedades revelaron un menor grado de infección frente a *B. glumae*; a 30 °C la variedad I-145-05 presentó un menor grado de infección y la variedad GAB-11 fue la que se vio mayormente afectada por el patógeno y a 34 °C las variedades menos afectadas fueron la I-54-05 e I-FL-106-11, las más afectadas fueron nuevamente la variedad GAB-11 y la I-FL-137-11.
- Las concentraciones de inóculo bacteriano ($1,0 \times 10^8$ UFC mL⁻¹ a $1,0 \times 10^3$ UFC mL⁻¹) no fueron una variable determinante, las siete variedades de arroz fueron susceptibles a la infección independientemente de la concentración a las que fueron sometidas.
- Estos datos son valiosos para la selección de las variedades de arroz a cultivar en la actualidad, pues toma la relación patógeno-temperatura y sus efectos en los niveles de producción.



Este trabajo está licenciado bajo una [licencia Creative Commons Attribution-NonCommercial-ShareAlike 4.0 International](https://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/4.0/).

REFERENCIAS

- Buckle, K., y Kartadarma, E. (1990). Inhibition of bongkrek acid and toxoflavin production in tempe bongkrek containing *Pseudomonas cocovenenans*. *Journal of Applied Bacteriology* 68, 571-576.
- Calpe, C. (2002). Rice in world trade. Status of the world rice market in 2002. 35-40.
- Coenye, T. (2009). Modern bacterial systematics in practice: Polyphasic taxonomy of the *Burkholderia cepacia* complex. Laboratory for Pharmaceutical Microbiology Ghent University, Belgium.
- Compant, S., Nowak, J., Coenye, T., Clément, C., y Ait Barka, E. (2008). Diversity and occurrence of *Burkholderia* spp. in the natural environment. *FEMS Microbiol. Rev.* 32, 607-626.
- Degrassi, G., Devescovi, G., Kim, J., Hwang, I., y Venturi V. (2008). Identification, characterization and regulation of two secreted polygalacturonases of the emerging rice pathogen *Burkholderia glumae*. *FEMS Microbiology Ecology*; 65(2), 251-262.
- Devescovi, G., Bigirimana, J., Degrassi, G., Cabrio, L., LiPuma, J., Kim, J., Hwang, I., y Venturi, V. (2007). Involvement of a quorum-sensing-regulated lipase secreted by a clinical isolate of *Burkholderia glumae* in severe disease symptoms in rice. *Applied and Environmental Microbiology*; 73(15), 4950- 4958.
- Fuqua, C., y Greenberg, E. (2002). Listening in on bacteria: acyl homo serine lactone signalling. *Nat. Rev. Mol. Cell. Biol.* 3, 685-695.
- Ham, J., Melanson, R., y Rush, M. (2011). *Burkholderia glumae*: next major pathogen of rice. *Molecular Plant Pathology*; 12(4), 329-39.



Este trabajo está licenciado bajo una [licencia Creative Commons Attribution-NonCommercial-ShareAlike 4.0 International](https://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/4.0/).

- Jeong, Y., Kim, J., Kim, S., y Kang, Y. (2003). Toxoflavin produced by *Burkholderia glumae* causing rice grain rot is responsible for inducing bacterial wilt in may field crops. *Plant Disease* 87(8), 890-895.
- Kim, J., Kim, J.G., Kang, Y., Jang, J., Jog, G., Lim, J., Kim, S., Suga, H., Nagamatsu, T., y Hwang, I. (2004). Quorum sensing and the LysR-type transcriptional activator ToxR regulate toxoflavin biosynthesis and transport in *Burkholderia glumae*. *Molecular Microbiol.* 54(4), 921-934.
- Kurita, T., y Tabei, H. (1964). On the casual agent of bacterial grain rot of rice. *Ann. Phytopathol. Soc. Jpn.* 33, 111.
- Latuasan, H., y Berends, W. (1961). On the origin of toxicity of toxoflavin. *Biochim Biophys Acta* 52, 502-508.
- Matsuda, I., y Sato, Z. (1988). Relation between pathogenicity and pigment productivity in the causal agent of bacterial grain rot of rice. *Ann. Pytopathol. Soc. Jpn.* 54:478. *Microbiol.* 38 (3), 1042-1047.
- Menzel, C. (1983). Tuberization in Potato at High Temperatures: Gibberellin Content and Transport from Buds. *Annals of Botany* 52 (1), 697-702.
- Prasad, A., Iverson, L., y Liaw, A. (2006). Newer Classification and Regression Tree Techniques: Bagging and Random Forests for Ecological Prediction. *Ecosystems* 9 (2), 181-199.
- Suzuki, F., Sawada, H., Azegami, K., y Tsuchiya, K. (2004). Molecular characterization of the tox operon involved in toxoflavin biosynthesis of *B. glumae*. *J. Gen. Plant Pathol.* 70, 97-107.
- Urakami, T., Ito-Yoshida, C., Araki, H., Kijima, T., Suzuki, K., y Komagata, K. (1994). Transfer of *Pseudomonas plantarii* and *Pseudomonas glumae* to *Burkholderia* as



Este trabajo está licenciado bajo una [licencia Creative Commons Attribution-NonCommercial-ShareAlike 4.0 International](https://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/4.0/)

Burkholderia spp. and description of *Burkholderia vandii* sp. nov. Int. J. Syst. Bacteriol. 44, 235-245.

Viallard, V., Poirier, I., Cournoyer, B., Haurat, J., Wiebkin, S., Phhel-Keller, K., y Balandreau, J. (1998). *Burkholderia graminis* a novel species of rhizospheric *Burkholderia* and reassessment of *Pseudomonas phenazinium* pyrrocinia and *Pseudomonas glathei* into *Burkholderia*. Int. J. Syst. Bacteriol. 48, 549-563.

Yabuuchi, E., Kosako, Y. Oyaizu, H., Yano, I., Hotta, H., Hashimoto, Y., Ezaki, T., y Arakawa, M. (1992). Proposal of *Burkholderia* gen. Nov. and transfer of seven species of the genus *Pseudomonas* homology group II to the new genus, with the type species *Burkholderia cepacia* (Palleroni and Holmes 1981) comb. Nov. Microbiol. Immun. 36, 1251-1275.

Yoneyama, K., Kono, Y., Yamaguchi, I., Horikoshi, M., y Hirooka, T. (1998). Toxoflavin is an essential factor for virulence of *Burkholderia glumae* causing rice seedling rot disease. Annals of the Phytopath. Soc. of Jap. 64 (2), 91-96.



Este trabajo está licenciado bajo una [licencia Creative Commons Attribution-NonCommercial-ShareAlike 4.0 International](https://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/4.0/).