

Biocontrol de *Fusarium* spp. en el cultivo de vainilla: Un nuevo modelo de estudio

Biocontrol against *Fusarium* spp. in vanilla crop: A new study model

Laura Steffania Franco-Galindo¹; Ana Teresa Mosquera-Espinosa¹

Recibido para publicación: 16 de febrero de 2023 - Aceptado para publicación: 21 de marzo de 2023

RESUMEN

El control biológico es una opción potencial y sostenible para tratar las problemáticas de producción y rendimiento de cultivos afectados por insectos o microorganismos patógenos. En el cultivo de vainilla, la obtención del aroma natural presente en sus frutos está limitada, principalmente, por enfermedades bióticas que afectan la planta en cultivo comercial. La principal enfermedad presente en el cultivo de vainilla es la pudrición de raíces y tallos, causada por *F. oxysporum* f. sp. *radicis-vanillae* y *F. oxysporum* f. sp. *vanillae*. En este sentido, se encontró que el uso de hongos endófitos (HE) aislados de plantas sanas o asintomáticas como potenciales agentes de control biológico, requiere una investigación sistemática para la selección de las especies más eficaces en el control de patógenos, en especial es este cultivo. Dado que no hay evidencia de reportes al respecto, a pesar de que el uso de estos microorganismos es una alternativa natural implementada en otros cultivos, frente a los agroquímicos contaminantes y ampliamente usados en la agricultura tradicional. De esta manera, esta revisión aborda la perspectiva y plantea la necesidad de líneas de investigación sobre el uso potencial de hongos endófitos como agentes de control biológico de patógenos fúngicos en plantas cultivadas, haciendo énfasis sobre la relación Hongos endófitos-Vainilla-Fusarium patogénico.

Palabras clave: Fitoprotección, hongos patógenos, hongos endófitos, microbioma, orquídeas.

ABSTRACT

Biological control is a potential and sustainable option to deal with crop production and yield problems affected by insects or pathogenic microorganisms. In vanilla crop, obtaining the natural scent present in its fruits is limited, mainly by diseases that affect commercial crops. The main disease of vanilla crop is root and stem rot (RSR), caused by *F. oxysporum* f. sp. *radicis-vanillae* and *F. oxysporum* f. sp. *vanillae*. We found that the use of endophytic fungi (EF) isolated from healthy or asymptomatic plants requires systematic research for the selection of the most effective species to control pathogens, particularly in this crop. Additionally, there is no evidence reported with respect to this topic, in spite of, the use of these microorganisms is a natural alternative in other crops, compared to the use of agrochemicals used in traditional agriculture. This review addresses the perspective, and raises the need for research on the potential use of endophytic fungi as biological control agents of fungal pathogens in cultivated plants, emphasizing the relationship Endophytic fungi-Vanilla-pathogenic *Fusarium*.

Keywords: Phytoprotection, pathogenic fungi, endophytic fungi, microbiome fungi orchids.

Cómo citar

Franco-Galindo, L. S. y Mosquera-Espinosa; A. T. 2023. Biocontrol de *Fusarium* spp. en el cultivo de vainilla: Un nuevo modelo de estudio. *Temas Agrarios* 28(1): 95-114. <https://doi.org/10.21897/rta.v28i1.3350>

¹Departamento de Ciencias Naturales y Matemáticas, Facultad de Ingeniería y Ciencias, Pontificia Universidad Javeriana, Cali, Colombia.

*Autor para correspondencia: Laura Steffania Franco-Galindo
Email: laurafranco928@javerianacali.edu.co



INTRODUCCIÓN

Una comprensión profunda del rol de la microbiota presente en los sistemas naturales es esencial para valorar y potenciar las asociaciones entre los microorganismos y las comunidades vegetales (Sharma, 2022; Porrás-Alfaro y Bayman, 2011). Esto es particularmente crítico en cultivos agrícolas, donde las prácticas de manejo si bien buscan incrementar el crecimiento y rendimiento de las plantas, también pueden afectar y crear condiciones ambientales propicias para la expresión y desarrollo de microorganismos patógenos. Tales condiciones, principalmente humedad, temperatura y disponibilidad de nutrientes, sumadas a los factores biológicos de las plantas hospederas, suelen reducir el rendimiento y resultan en importantes pérdidas económicas (Rojas *et al.*, 2020a; De Silva *et al.*, 2019; Hernández-Hernández, 2014).

Aunque el control biológico no es un concepto nuevo, ha crecido en importancia e interés de investigación en los últimos años (FAO, 2022). Esta es una técnica de manejo integrado de plagas y enfermedades (MIPE), la cual aborda soluciones naturales para el manejo de problemas fitosanitarios causados por microorganismos patógenos o insectos plaga. Para el control biológico de enfermedades de las plantas, el enfoque contempla el uso de microorganismos o sus metabolitos secundarios para la protección de cultivos (Sharma, 2022; Olantinwo *et al.*, 2019; Sharma *et al.*, 2018). Además, con la implementación del control biológico podría reducirse el uso de agroquímicos, los cuales a pesar de disminuir rápidamente la densidad poblacional del insecto plaga o el microorganismo patógeno, son altamente tóxicos y acumulativos en el medio ambiente (Sandheep *et al.*, 2012; Alabouvette *et al.*, 2009).

El uso de hongos endófitos (HE) como agentes de control biológico (ACB) o antagonistas tiene como objetivo prevenir enfermedades, reducir los síntomas causados por microorganismos patógenos y controlar la enfermedad antes o después de desarrollarse en las plantas (Sharma, 2022; De Silva *et al.*, 2019; Card *et al.*, 2016). Se ha demostrado a través de diferentes cultivos comerciales que el estudio y evaluación de hongos endófitos tiene un impacto positivo en la reducción de la incidencia y severidad de enfermedades. Algunos de estos cultivos incluyen el cacao - *Theobroma cacao* (Villavicencio-Vásquez *et al.*, 2018; Villamizar-Gallardo *et al.*, 2017; Arnold *et al.*, 2003), camelia - *Camellia oleífera* (Yu *et al.*, 2018) uchuva - *Physalis peruviana* (Manosalva y Mosquera-Espinosa, 2014), pepino - *Cucumis sativus* (Abro *et al.*, 2019) y guaraguao - *Guarea guidonia* (Gamboa y Bayman, 2001).

En el cultivo de vainilla, el principal hongo patógeno es *Fusarium oxysporum* f. sp. *radicis-vanillae* (Forv), agente etiológico responsable de causar pudrición de raíces (Koyyappurath *et al.*, 2015; Koyyappurath *et al.*, 2016), y *Fusarium oxysporum* f. sp. *vanillae* (Fov), causando la pudrición de raíces y tallos (Kadir *et al.*, 2021; Hernández-Hernández, 2019; Pinaria *et al.*, 2015). Para controlar el progreso de estas enfermedades, se han utilizado varios métodos como la aplicación de fungicidas, aceites esenciales, y ACB reportados como hongos del género *Trichoderma* o bacterias del género *Pseudomonas* (Zhang *et al.*, 2020). Sin embargo, ninguno de estos métodos ha sido suficiente para mejorar la productividad del cultivo. Por tal razón, esta revisión tiene como objetivo determinar mediante la búsqueda de artículos científicos los avances en el estudio de hongos endófitos como ACB en el cultivo de vainilla contra especies patogénicas de *Fusarium*, enfatizando en la investigación

necesaria para llenar los vacíos de información y los desafíos actuales para tener éxito en la producción de esta orquídea.

MATERIALES Y MÉTODOS

Este documento consiste en una revisión de literatura, y provee información sobre ecología de hongos endófitos, su aislamiento y evaluación como agentes de control biológico en cultivos de interés agrícola y comercial, enfatizando la búsqueda en su uso en el cultivo de vainilla. De igual manera, se menciona la literatura relacionada a la interacción entre especies de *Vanilla* como hospedero y *Fusarium* con actividad patogénica según reportes de investigación.

La información consultada se tomó de diferentes artículos científicos, artículos de revisión y capítulos de libros disponibles en diferentes bases de datos bibliográficas como Scopus, ScienceDirect, Jstore, Web of Science, Wiley Online Library usando acceso con licencia de la Pontificia Universidad Javeriana (PUJ). También, se usaron los portales de búsqueda de libre acceso ResearchGate, Scielo, Mendeley y Google Scholar. Las palabras clave utilizadas en la búsqueda de literatura fueron “Biological Control”, “Biocontrol”, “Fungal Endophytes”, “Endophytic Fungi”, “Fusarium”, “Vanilla”, “Orchids”. No se definió un periodo de tiempo la búsqueda de información, para poder identificar los avances en el conocimiento de este tema. La búsqueda de literatura se realizó tanto en inglés como en español.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Cultivo de vainilla: Producción y desafíos

El producto natural de la vainilla es utilizado predominantemente en gastronomía,

cosmética, perfumería y farmacología (Olatunde *et al.*, 2022; Grisoni y Nany, 2021; Ahmad *et al.*, 2020; Flanagan y Mosquera-Espinosa, 2016). Esto se debe al componente vainillina presente en los frutos de las especies comerciales *Vanilla planifolia* y el híbrido *V. x. tahitensis*, cultivados en diferentes países tropicales, incluidos Madagascar, Indonesia, México y China, principales productores y exportadores de este producto (FAO, 2022).

La mayor parte del producto o esencia de vainilla comercializados actualmente es de origen artificial, por lo cual, existe interés en volver al extracto natural. Sin embargo, el fruto de las plantas de vainilla debe desarrollarse para obtener este producto final, lo que trae otro desafío. La producción de frutos en especies aromáticas de vainilla está limitada por la floración poco frecuente y la baja abundancia de polinizadores naturales, llevando a que la vainilla natural sea costosa al ser requerido un proceso de polinización manual (Grisoni y Nany, 2021; Romero-Cortes *et al.*, 2019; Ordoñez *et al.*, 2012; Soto-Arenas, 2004).

Así mismo, el uso generalizado de la propagación vegetativa por esquejes ha llevado a una baja variabilidad genética de los cultivos aumentando así la vulnerabilidad a patógenos o insectos plaga, y a cambios bruscos de temperatura, pH del suelo o humedad (Montes de Oca-Vásquez *et al.*, 2020; Ordoñez *et al.*, 2012; Soto-Arenas, 2004). En particular, se ha demostrado que la baja diversidad genética y las altas temperaturas (superior a 30°C) están relacionadas con el aborto prematuro de los frutos en *V. planifolia* (Borbolla-Pérez *et al.*, 2016). Además, las condiciones de temperatura y humedad ambiental y del suelo requeridos por el cultivo de vainilla favorecen el desarrollo de microorganismos patógenos (Hernández-Hernández, 2019; Hernández *et al.*, 2018; Ramos-Quintana *et al.*, 2017).

A pesar del aumento en el área de extensión del cultivo de vainilla en los últimos años, se ha disminuido la producción y el rendimiento de los mismos (Figura 1). Lo anterior, podría ser explicado por el aumento de la incidencia de enfermedades al transcurrir de los años de siembra continua, disminuyendo a su vez la producción de los cultivos de vainilla (Xiong *et al.*, 2016; Xiong *et al.*, 2015; Zhao *et al.*,

2012). Para esto, algunos autores sugieren que la vainilla en monocultivo debe durar menos de 10 años, y así evitar pérdidas significativas en su producción (Xiong *et al.*, 2017; Xiong *et al.*, 2015); teniendo en cuenta que, con el paso del tiempo, las características físicas, químicas y biológicas de los suelos también cambian (Li y Liu, 2019).

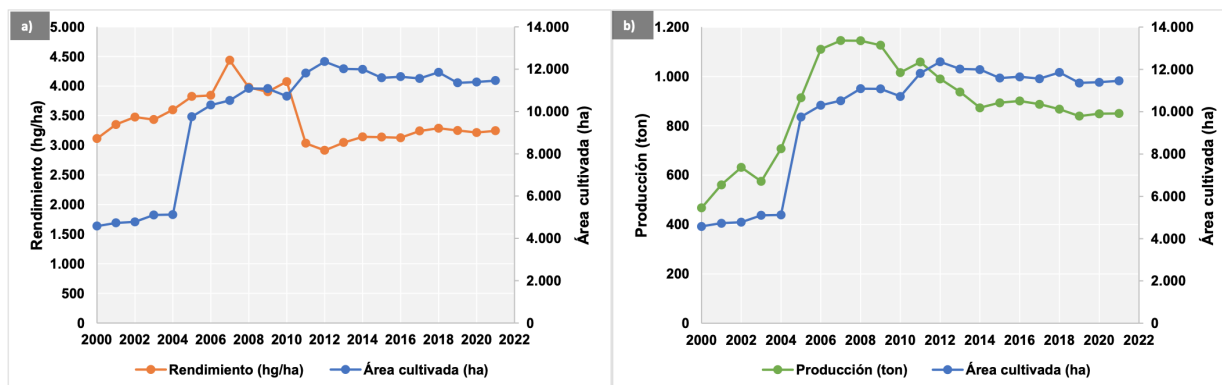


Figura 1. Comparación de la producción global del cultivo de vainilla entre el año 2000-2019. a) Área de cultivo de vainilla vs. Rendimiento de vainilla; b) Área de cultivo de vainilla vs. Producción de vainilla durante 2000-2021 (FAOSTAT, 2022).

En los cultivos de vainilla, la principal enfermedad se identifica de forma generalizada como una pudrición de raíces y tallos – RSR, Root and Stem Rot – y es causada por especies patógenas del hongo *Fusarium oxysporum* (Flores-de la Rosa *et al.*, 2018; Adame-García *et al.*, 2015a; Koyyappurath *et al.*, 2015; Marín-Montoya *et al.*, 2012; Pinaría *et al.*, 2010). Esta enfermedad registra pérdidas en los cultivos de vainilla de hasta un 80% en Indonesia (Pinaría *et al.*, 2010), hasta un 67% en México (Hernández-Hernández, 2014) y un 40-50% en Puerto Rico (Bayman, 2019).

Interacciones de los Hongos endófitos
Los microorganismos son clasificados con base en diferentes criterios y dentro de los hongos asociados a las plantas se identifican cinco grupos funcionales o roles ecológicos: micorrízicos, patógenos, saprofitos, epífitos y endófitos. Estos últimos, los hongos endófitos (HE), representan un grupo de

microorganismos de alta riqueza en especies y diversidad ecológica los cuales coexisten y se superponen en funciones con uno o más de los otros grupos funcionales a lo largo de su ciclo de vida, actuando principalmente en respuesta a las señales de su hospedero (Wu *et al.*, 2020; De Silva *et al.*, 2019; Rather *et al.*, 2018; Scott *et al.*, 2018; Card *et al.*, 2016). A su vez, las señales del hospedero varían de acuerdo a los cambios ambientales ocasionados por factores bióticos o abióticos, lo que explica el cambio de actividad de este grupo de microorganismos (HE) (Li *et al.*, 2020a; Zhang *et al.*, 2019; Porrás-Alfaro y Bayman, 2011, Rodríguez *et al.*, 2009).

El término “endófitos” fue acuñado por Anton de Bary en 1886 (Wilson, 1995), para referirse a microorganismos, comúnmente hongos y bacterias, que pasan parte o todo su ciclo de vida dentro de los tejidos vegetales, definiendo la ubicación del

microorganismo en su hospedero, más que una relación funcional con el mismo (Zhang *et al.*, 2019; Novotná *et al.*, 2018; Porrás-Alfaro y Bayman, 2011). Con el tiempo la definición se amplió, a los microorganismos que viven dentro del tejido de un hospedero sin causar ningún síntoma, pues estos microorganismos no cumplen una función específica, ya que podrían actuar de forma neutra, beneficiosa o perjudicial en su hospedero (Zhang *et al.*, 2019; De Silva *et al.*, 2019; Scott *et al.*, 2018; Porrás-Alfaro y Bayman, 2011; Wilson, 1995).

Los hongos endófitos se reportan como patógenos latentes o saprofitos, ya que podrían desarrollarse en detrimento de su hospedero, actuando en cualquiera de estos dos roles; ya sea en respuesta a factores ambientales o a la disminución en la expresión de genes de resistencia de sus hospederos (Alomía *et al.*, 2022; Zhang *et al.*, 2019; Porrás-Alfaro y Bayman, 2011). Algunos hongos endófitos son patógenos o están relacionados filogenéticamente con otros hongos comúnmente reportados como patógenos. Por ejemplo, hongos de los géneros *Colletotrichum*, *Xylaria* y *Fusarium* (Teleomorfo: *Nectria*) han sido reportados como endófitos en *Theobroma cacao* (Arnold *et al.*, 2003), *Zanthoxylum oxyphyllum* (Talukdar y Tayung, 2021), *Sorghum bicolor* (Silva *et al.*, 2023). Pero en cultivos de cereales, tomate, algodón, pepino y orquídeas, también se reportan especies de *Fusarium* y *Colletotrichum* como patógenos de importancia comercial (Soleha *et al.*, 2022; Rojas *et al.*, 2020a; Abro *et al.*, 2019; Sarsaiya *et al.*, 2019; Srivastava *et al.*, 2018). En contraste, especies de *Xylaria* también se reportan con función benéfica como hongos micorrízicos de orquídeas de *Oeceoclades maculata* (Bayman *et al.*, 2016).

Hongos endófitos como agentes de biocontrol (ACB)

Cuando se utilizan microorganismos como agentes de control biológico, el objetivo es reducir el inóculo del agente patógeno y evitar una mayor diseminación. Así, los hongos endófitos detendrían parcial o totalmente el ciclo de la enfermedad, controlando o modificando el desarrollo de los hongos fitopatógenos (Sharma, 2022; De Almeida *et al.*, 2020; De Silva *et al.*, 2019; Porrás-Alfaro Bayman, 2011; Arnold *et al.*, 2003).

Si bien se encuentra una amplia diversidad de hongos endófitos en los tejidos vegetales (Barolo *et al.*, 2023; Alomía *et al.*, 2022; Wu *et al.*, 2020; Rojas *et al.*, 2020; Novotná *et al.*, 2018; Scott *et al.*, 2018; Arnold *et al.*, 2003), no todos tendrán potencial como agentes de biocontrol. Para evaluar el potencial biocontrol de estos microorganismos, se parte de la selección del material vegetal, aislamiento e identificación de los hongos endófitos, y posteriormente se realizan ensayos in vitro, los cuales se basan principalmente en cultivos duales (Figura 2) (Peters *et al.*, 2020; Villavicencio-Vásquez *et al.*, 2018; Manosalva y Mosquera-Espinosa, 2014). Los mecanismos evaluados directamente en los cultivos duales son la competencia por espacio y nutrientes entre el ACB y el patógeno, así como la fungistasis y secreción de metabolitos secundarios (Shahrtash y Brown, 2023; Nguyen *et al.*, 2020; Latz *et al.*, 2018; Talapatra *et al.*, 2017; Suryanarayanan *et al.*, 2016). Estos metabolitos actúan como sustancias antifúngicas y antibacterianas, y tienen una función determinante en el mantenimiento del equilibrio de antagonismos entre endófitos, patógenos y plantas hospederas (Adeleke *et al.*, 2022; Huang *et al.*, 2020; Villamizar-Gallardo *et al.*, 2017).

Una vez identificados los aislamientos fúngicos prometedores en los ensayos *in vitro*, se procede con los ensayos de biocontrol *in vivo* (en la planta focal) (Figura 2). Aquí se evalúa la reducción de la sintomatología causada por el patógeno sobre el hospedero al aplicar el potencial ACB (Peters *et al.*, 2020). Una reducción de los síntomas en comparación con el control absoluto, indica que el tratamiento con HE tiene efecto directo sobre la actividad y biomasa del hongo patógeno (Rojas *et al.*,

2020b). Sin embargo, al no haber evidencia tangible o visualización macroscópica de los mecanismos involucrados, como la antibiosis o la competencia, se interpreta como el mecanismo más probablemente involucrado la inducción de resistencia sistémica, es decir a la activación de los mecanismos de defensa propios de la planta mediante la liberación de hormonas (De Silva *et al.*, 2019; Latz *et al.*, 2018; Mosquera-Espinosa *et al.*, 2013).

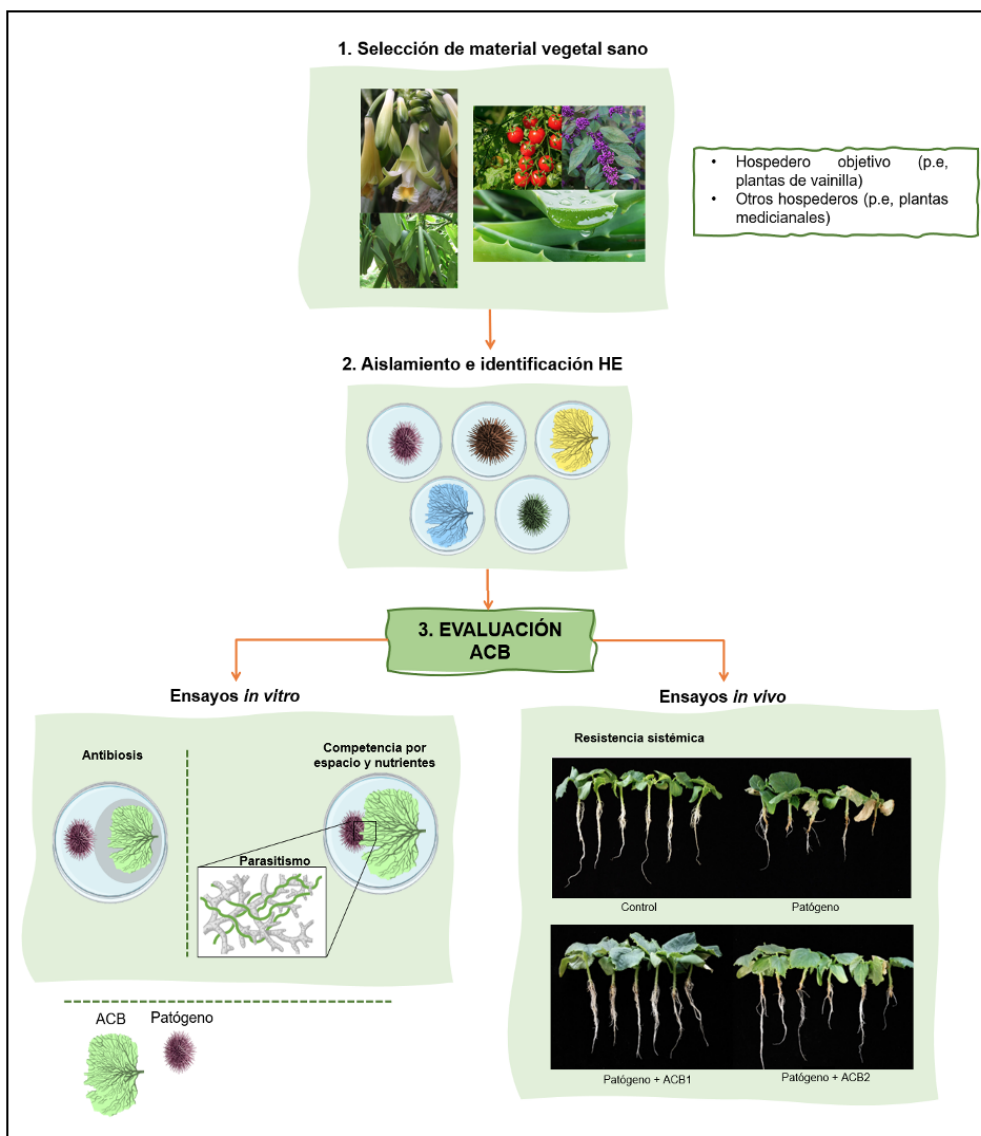


Figura 2. Ruta investigativa en la selección y evaluación *in vitro* e *in vivo* de potenciales ACB; se muestran los mecanismos de biocontrol que se pueden evaluar en cada ensayo. (Franco-Galindo, L)

Hongos endófitos como ACB de *Fusarium* spp. en otros cultivos

La incidencia de enfermedades causadas por especies del género *Fusarium* va en aumento, siendo *F. oxysporum* la especie de mayor importancia económica, a causa de las devastadoras consecuencias de su expresión en los sistemas de producción agrícola del mundo. La erradicación de este patógeno es compleja y los métodos de control limitados, debido a su amplia distribución y sobrevivencia prolongada en el suelo (Muche y Yemata, 2022; Ratankumar *et al.*, 2022; Soleha *et al.*, 2022; Ge *et al.*, 2021; Srivastava *et al.*, 2018).

Siendo los HE una estrategia promisoría frente al uso de fungicidas y fertilizantes químicos, así como una opción que se encuentra dentro del mismo sistema natural, es posible encontrar casos de estudio donde estos microorganismos muestran resultados satisfactorios contra la fusariosis. Hongos endófitos como *Botryosphaeria quercum* muestra hasta un 80% de actividad biocontroladora sobre patógenos de *Theobroma cacao*, respecto a la acción de hongos micoparásitos ampliamente usados como *Trichoderma* spp. (Villamizar-Gallardo *et al.*, 2017).

En cultivos de plátano, *Penicillium citrinum* se reporta como endófito con capacidad de inducir resistencia en el hospedero contra *F. oxysporum* f.sp. cubense (Foc), el agente causal de la enfermedad conocida como Mal de Panamá o *Fusarium* Wilt of Banana (FWB) (Yang *et al.*, 2022; Ting *et al.*, 2012). Además, el tratamiento con el endófito *Trichoderma* atroviride mostró diferencias significativas en la reducción de la sintomatología interna de las plantas de plátano, como la decoloración

del cormo (tejido vascular de la planta) (Ortiz y Pocasangre, 2012). La investigación también aborda el papel e importancia de los compuestos volátiles producidos por hongos endófitos como *Penicillium* spp. o *Cladosporium* spp. como mecanismo de antagonismo contra este patógeno en el cultivo de plátano (Ting *et al.*, 2010). Incluso, se reporta la presencia de compuestos antifúngicos producidos por *Acremonium* sp. aislado de garbanzo (*Cicer arietinum*) (Chowdhary y Kaushik, 2018).

Otras especies del género como *F. graminearum* endófito aislado de uchuva (*Physalis peruviana*), ha mostrado actividad biocontroladora sobre el patógeno *F. verticillioides* en condiciones in vitro (Manosalva y Mosquera-Espinosa, 2014). En tanto, *F. equiseti* redujo entre un 40% y 90% la severidad de la enfermedad causada por *F. oxysporum* f. sp. *spinaciae* en espinaca (*Spinacia oleracea*), disminuyendo la producción de nuevas conidias del patógeno (Horinouchi *et al.*, 2010). Como evidencia de la plasticidad funcional de los hongos se han registrado especies no patogénicas de *F. oxysporum* (npFo) con capacidad de reducir la incidencia y severidad de enfermedades de origen fungoso, haciendo de estos aislamientos potenciales agentes de control biológico; sin embargo, su selección requiere mayor cuidado al existir la posibilidad de que promuevan un mayor desarrollo de la enfermedad (Li *et al.*, 2020b; Forsyth *et al.*, 2006).

Igualmente, el uso de hongos endófitos aislados de plantas medicinales, como el narciso (*Narcissus pseudonarcissus*), pino (*Pinus massoniana*) o aloe (*Aloe dhufarensis*) se ha realizado por el valor antimicrobiano que muchas de estas plantas

poseen, más no por actividad de sus HE (Al-Rashdi *et al.*, 2020; Xiang *et al.*, 2019). Abro *et al.* (2019) exploraron el potencial como ACB de hongos endófitos, usaron aislamientos de estos microorganismos provenientes de tomate (*Lycopersicon esculentum*), anís (*Illicium verum*), mangle (*Rhizophora mangle*) y el árbol de Aquilaria (*Aquilaria sinensis*), basándose en reportes del valor de los compuestos bioactivos que estas plantas producen. Los resultados de estos aislamientos fueron positivos, en condiciones *in vitro* al inhibir el crecimiento micelial de *Fusarium oxysporum* f. sp. *cucumerinum*, e *in vivo* al reducir significativamente los síntomas causados en plantas de pepino, y al influir en el crecimiento y aumento de biomasa de estas.

Rojas *et al.* (2020) realizaron un proceso de selección de hongos endófitos de trigo como potenciales agentes de control biológico contra *F. graminearum*. Ellos indican que, al hacer una selección por medio de cultivos duales, los organismos prometedores de su estudio habrían sido descartados, al no encontrar una correlación directa entre la inhibición del crecimiento del patógeno, por medio de esta técnica, y la reducción de los síntomas de la enfermedad en las plantas evaluadas. Recomendando así, la implementación de métodos de selección *in vivo* (*in planta*) que permitan mejor reproducibilidad de las condiciones naturales a las que se ven enfrentados los microorganismos. Además, muestran la relevancia de los tiempos de inoculación de los hongos endófitos en la efectividad de la reducción de síntomas, al permitir el establecimiento de este antes que el patógeno (Horinouchi *et al.*, 2010; Mosquera-Espinosa *et al.*, 2013).

Control biológico de *Fusarium oxysporum* en cultivos de vainilla

En los cultivos de vainilla comercial, para controlar el desarrollo de la pudrición de raíces y tallos (RSR), los fungicidas comúnmente utilizados son carbendazim y mezcla de Burdeos (Bouillie Bordelaise) (Hernández-Hernández, 2014). Sin embargo, para reducir el uso de estas sustancias también se implementan prácticas agronómicas como el manejo de un buen drenaje del suelo y un mayor flujo de aire, o estableciendo distancias de siembra adecuadas entre plantas para evitar el exceso de luz solar y sombra, entre otros factores (Hernández-Hernández, 2019). Para el manejo de Forv y Fov en el cultivo de vainilla, también se han utilizado aceites esenciales como los aceites de canela, tomillo y clavo (Hernández-Hernández, 2014). Aunque el efecto de los aceites esenciales contra patógenos es hasta de un 60% en la reducción de la incidencia de enfermedades, debido principalmente a su carácter volátil, su uso en campo podría conducir a una baja persistencia de su efecto en el tiempo, lo que hace perder su efectividad (Eke *et al.*, 2020; Barrera-Necha y García-Barrera, 2008).

Para el control biológico de *F. oxysporum* f. sp. *vanillae* en el cultivo de vainilla, se han evaluado diversos microorganismos como potenciales ACB, incluyendo hongos y bacterias rizosféricas, además de bacterias endófitas (Tabla 1). En estos estudios se evalúan antagonistas reportados con éxito en la literatura contra el hongo fitopatógeno *F. oxysporum* f. sp. *vanillae*. *Trichoderma* rizosférico mostró porcentaje de inhibición del crecimiento del patógeno del 50% al 80% en condiciones *in vitro*. Además, se aislaron las enzimas quitinolíticas producidas por *Trichoderma* y se evaluó la actividad antagónica de las mismas, demostrando así

que la actividad de las enzimas sobre un sustrato de quitina no era significativa (alrededor del 30%). Sin embargo, la actividad enzimática de las cepas de *Trichoderma* aumentaba cuando esta se encontraba en presencia de quitina respecto al control, lo que respalda la actividad antagonista de *Trichoderma*,

destacando su potencial como ACB de patógenos de vainilla (Radjacommare *et al.*, 2014). Incluso, se concluye que la acción integrada de *Trichoderma* y *Pseudomonas*, junto con sus metabolitos podría mejorar su actividad de biocontrol contra Fov en vainilla (Sandheep *et al.*, 2012; Jayasekhar., 2008).

Tabla 1. Mecanismos de antagonismo evaluados contra de *F. oxysporum* f. sp. *vanillae* (Fov) en especies de *Vanilla*.

Microorganismo	Agente de control biológico	Mecanismo evaluado	Referencia
Bacterias	<i>Staphylococcus xylosus</i> <i>Serratia</i> sp. <i>Stenotrophomonas</i> sp.	Competencia por espacio y nutrientes	Adame-García <i>et al.</i> (2015b)
	<i>Pseudomonas</i> sp. <i>Cepa bacteriana B1M11</i>	Antibiosis	Jiménez-Quesada <i>et al.</i> , 2015
	<i>Bacillus amyloliquefaciens</i>	Antibiosis	White <i>et al.</i> , 2014
	<i>Trichoderma harzianum</i> <i>Paecilomyces</i> sp.	Competencia por espacio y nutrientes	Bhai <i>et al.</i> , 2009
	<i>Pseudomonas fluorescens</i> <i>Trichoderma harzianum</i> <i>Pseudomonas fluorescens</i>	Resistencia sistémica	
Hongos y bacterias rizosféricos	<i>Bacillus subtilis</i> <i>Trichoderma harzianum</i> <i>Pseudomonas fluorescens</i>	Competencia por espacio y nutrientes Antibiosis	Gangadara <i>et al.</i> , 2010
	<i>Trichoderma harzianum</i> <i>Pseudomonas fluorescens</i>	Competencia por espacio y nutrientes Antibiosis	Jayasekhar <i>et al.</i> , 2008
	<i>Trichoderma</i> sp. <i>Pseudomonas fluorescens</i>	Parasitismo Competencia por espacio y nutrientes	Radjacommare <i>et al.</i> , 2010
	<i>Trichoderma harzianum</i> <i>Pseudomonas fluorescens</i>	Competencia por espacio y nutrientes	Sandheep <i>et al.</i> , 2012

Bhai *et al.* (2009) reportaron a *Paecilomyces* aislado de la rizosfera como un potencial agente de control biológico de la pudrición de raíces y tallos en vainilla, al

presentar de un 65% a 100% de inhibición de patógenos en ensayos *in vitro* tanto en laboratorio como en invernadero, respectivamente. También se ha

reportado a *Bacillus subtilis* como otro antagonista bacteriano que controla a Fov en condiciones *in vitro* (Gangadara *et al.*, 2010). White *et al.* (2014) evaluaron a *Bacillus amyloliquefaciens* como una bacteria endófito sistémica de plantas de vainilla, que promueve el crecimiento de las plántulas y produce inhibidores de hongos en cultivo contra fitopatógenos, incluidos *F. oxysporum*, *Colletotrichum dematium*, *Lasioidiplodia theobromae* y *Alternaria alternata*, por lo cual esta bacteria puede ser usada para alterar comunidades microbianas en suelo rizosférico (Wu *et al.*, 2019).

Adame-García *et al.* (2015b) demostraron que las rizobacterias asociadas con *V. planifolia*, incluidas *Staphylococcus*, *Serratia* y *Stenotrophomonas*, tienen capacidad antagonista contra Fov en condiciones *in vitro* sin presencia de la planta. Pero en la evaluación en invernadero, los tratamientos indujeron en el hospedero síntomas de clorosis, pudrición de tejidos e incluso la muerte de esquejes. Finalmente, los autores demostraron que no existe una correlación positiva entre el antagonismo expresado en condiciones de laboratorio y el expresado en condiciones de invernadero. Además, la selección de plantas de *V. planifolia* resistentes a Fov ha sido un estudio

biotecnológico prometedor, en el que alrededor del 27% de las plantas supervivientes mostraron resistencia a Fov después de pruebas *in vitro* y en condiciones de campo (Ramírez-Mosqueda *et al.*, 2015; 2018; 2019).

Por último, cabe resaltar que no fue evidenciado en la literatura evaluaciones sobre el uso de hongos endófitos como potenciales ACB en cultivos de vainilla, a pesar que ya se han aislado y reportado estos microorganismos de plantas de vainilla en solo 2 investigaciones (Tabla 2). De esta manera, es posible justificar el planteamiento de la relación hongos endófitos-Vainilla-*Fusarium* patógeno en Colombia y el mundo, como un modelo de estudio promisorio. Por otro lado, los hongos endófitos de Vainilla aparentemente juegan un papel destacado en la protección de la planta y en el desarrollo de las propiedades organolépticas del fruto (Khoiratty *et al.*, 2015); y al colonizar el tejido radical, podrían participar, hasta cierto punto, en la transferencia de nutrientes a la planta promoviendo su crecimiento (Carbajal-Valenzuela *et al.*, 2022; Romero-Cortes *et al.*, 2019; Murphy *et al.*, 2018; Scott *et al.*, 2018; Flanagan y Mosquera-Espinosa, 2016; Khoiratty *et al.*, 2015; Ordoñez *et al.*, 2012).

Tabla 2. Hongos endófitos aislados de *Vanilla planifolia*

Fillum	Clase	Orden	Hongo endófito*	Origen geográfico	Referencia
Ascomycota	Dothideomycetes	Botryosphaerales	<i>Botryosphaeria ribis</i>	St. Anne, Réunion Island	Khoiratty <i>et al.</i> 2015
			<i>Guignardia mangiferae</i>	St. André, Réunion Island	Khoiratty <i>et al.</i> 2015
			<i>Mycosphaerella marksii</i>	St. André, Réunion Island	Khoiratty <i>et al.</i> 2015
		Pleosporales	<i>Bipolaris</i> sp.	Sucre, Colombia	Ordoñez <i>et al.</i> 2012
			<i>Delitschia chaetomioides</i>	St. André, Réunion Island	Khoiratty <i>et al.</i> 2015

Continuación Tabla 2. Hongos endófitos aislados de *Vanilla planifolia*

			<i>Phoma sp.</i>	Antioquia, Colombia	Ordoñez <i>et al.</i> 2012
Eurotiomycetes	Eurotiales		<i>Aspergillus fumigatus</i>	Mare Longue, Réunion Island	Khoyratty <i>et al.</i> 2015
			<i>Penicillium citrinum</i>	Mare Longue, Réunion Island	Khoyratty <i>et al.</i> 2015
Pezizomycetes	Pezizales		<i>Sarcosomataceae spp.</i>	St. André, Réunion Island	Khoyratty <i>et al.</i> 2015
Sordariomycetes	Diaporthales		<i>Diaporthe phaseolorum</i>	St. Anne, Réunion Island	Khoyratty <i>et al.</i> 2015
			<i>Phomopsis phyllanthicola</i>	Mare Longue, Réunion Island	Khoyratty <i>et al.</i> 2015
			<i>Phomopsis sp.</i>	Antioquia, Colombia	Ordoñez <i>et al.</i> 2012
		Glomerellaceae	<i>Colletotrichum gloesporioides</i>	St. Anne, Réunion Island	Khoyratty <i>et al.</i> 2015
		Hypocreales	<i>Acremonium implicatum</i>	St. Rose, Réunion Island	Khoyratty <i>et al.</i> 2015
			<i>Fusarium oxysporum</i>	St. Anne, Réunion Island	Khoyratty <i>et al.</i> 2015
			<i>Fusarium proliferatum</i>	St. André, Réunion Island	Khoyratty <i>et al.</i> 2015
			<i>Fusarium scirpi</i>	St. André, Réunion Island	Khoyratty <i>et al.</i> 2015
			<i>Purpureocillium lilacinum</i>	St. Anne, Réunion Island	Khoyratty <i>et al.</i> 2015
			<i>Trichoderma sp.</i>	Sucre, Colombia	Ordoñez <i>et al.</i> 2012
		Trichosphaeriales	<i>Nigrospora sp.</i>	St. André, Réunion Island	Khoyratty <i>et al.</i> 2015
		Xylariales	<i>Hypoxyton sp.</i>	Sucre, Colombia	Ordoñez <i>et al.</i> 2012
			<i>Nemania bipapillata</i>	St. Rose, Réunion Island	Khoyratty <i>et al.</i> 2015
			<i>Pestalotiopsis microspora</i>	St. Rose, Réunion Island	Khoyratty <i>et al.</i> 2015
			<i>Xylaria sp.</i>	Antioquia, Colombia	Ordoñez <i>et al.</i> 2012
			<i>Xylaria sp.</i>	St. André, Réunion Island	Khoyratty <i>et al.</i> 2015
Basidiomycota	Agaricomycetes	Polyporales	<i>Perenniporia nanlingensis</i>	St. André, Réunion Island	Khoyratty <i>et al.</i> 2015
	Zygomycetes	Mucorales	<i>Cunninghamella blakesleana</i>	T a k a m a k a , Réunion Island	Khoyratty <i>et al.</i> 2015

CONCLUSIONES

Los hongos endófitos (HE) como agentes de control biológico (ACB) tienen el potencial de ejercer actividad antagónica sobre hongos patógenos en cultivos agrícolas. Así mismo, la interacción HE-*Vanilla-Fusarium* (ACB-Planta-Patógeno) es un sistema de estudio prometedor para identificar hongos endófitos con potencial biocontrolador sobre especies patogénicas del género *Fusarium* en cultivos de vainilla. Lo anterior, permitiría evitar o reducir la incidencia de la pudrición de raíces y tallos en estas plantas, principal limitante fitosanitaria para la producción de frutos. El montaje de los experimentos es relativamente sencillo, sin embargo, interpretar la interacción de los tres factores bióticos que participan es complejo, más aún, cuando se desconoce la respuesta funcional de los hongos endófitos. Esta realidad pone en evidencia, el vacío de información científica publicada sobre la evaluación de hongos endófitos de vainilla como ACB de *F. oxysporum* f. sp. *radicis-vanillae* y/o de *F. oxysporum* f. sp. *vanillae*, por ende, la relevancia de los estudios reportados sobre el biocontrol de *Fusarium* con hongos endófitos en otros cultivos como modelos de estudio.

Si bien el cultivo de vainilla es un cultivo de alto interés comercial, hay muy poca investigación con resultados puestos en práctica para su sostenibilidad. Además, dada la susceptibilidad de los cultivos de vainilla a especies patogénicas de *Fusarium* y las desventajas de los fungicidas químicos para su manejo, se torna urgente la necesidad de evaluar métodos de control biológico *in situ* que puedan contribuir a incrementar la productividad en estos cultivos. Es por ello que, también se debe considerar el aporte del control genético de las poblaciones de parientes silvestres de las especies aromáticas de *Vanilla* en el mundo, ya que podrían representar una importante riqueza

de genes en el material natural, así como una gran fuente de microorganismos endófitos y sus metabolitos secundarios, elementos no valorados para proponer dentro del manejo integrado de problemas fitosanitarios.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen el apoyo de la Oficina de Investigación y Desarrollo de la Pontificia Universidad Javeriana, Cali, mediante el proyecto número 020100655 que contribuye al programa de Investigación y uso sostenible de la vainilla en Colombia, bajo la dirección de Nicola Sian Flanagan y Ana Teresa Mosquera Espinosa, docentes investigadoras en PUJC.

Conflicto de intereses

Los autores declaran que es un trabajo original y no existió conflicto de intereses de ningún tipo en la elaboración y publicación del manuscrito.

REFERENCIAS

- Abro, M., Sun, X., Li, X., Jatoi, G. y Guo, L. 2019.** Biocontrol Potential of Fungal Endophytes against *Fusarium oxysporum* f. sp. *cucumerinum* causing Wilt in Cucumber. *Plant Pathol. J.* 35(6), 598-608. <https://doi.org/10.5423/PPJ.OA.05.2019.0129>
- Adame-García, J., Rodríguez, G, Iglesias, A., Ramos, P. y Luna, R. 2015a.** Molecular identification and pathogenic variation of *Fusarium* species isolated from *Vanilla planifolia* in Papantla Mexico. *Bot. Sci.* 93, 669–678. <https://doi.org/10.17129/bots-ci.142>

- Adame-García, J., Luna-Rodríguez, M. y Iglesias-Andreu, L. 2015b.** Vanilla Rhizobacteria as Antagonists against *Fusarium oxysporum* f. sp. vanillae. *Int. J. Agric. Biol.*, 18(1). <https://doi.org/10.17957/IJAB/15.0053>
- Adeleke, B., Ayilara, M., Akinola, S. y Babalola, O. 2022.** Biocontrol Mechanisms of endophytic fungi. *Egyptian Journal of Biological Pest Control.* 32:46. <https://doi.org/10.1186/s41938-022-00547-1>
- Ahmad, H., Ahmad, R., Asif, M., Adnan, M. y Idrees, M. 2020.** Vanilla. In: Asif, M., Nawaz, H., Mumtaz, M., Byrne, M., (Eds.) *Medicinal Plants of South Asia.* Elsevier. 657-669. ISBN 9780081026595. <https://doi.org/10.1016/B978-0-08-102659-5.00048-3>
- Alabouvette, C., Olivain, C., Migheli, Q. y Steinberg, C. 2009.** Microbiological control of soil-borne phytopathogenic fungi with special emphasis on wilt-inducing *Fusarium oxysporum*. *New Phytol.* 184, 529-544. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.03014.x>
- Alomía, Y., Tupac-Otero, J. y Jersáková, J., Stevenson, P. 2022.** Cultivable fungal community associated with the tropical orchid *Dichaea andina*. *Fungal Ecol.* 57-58:101158. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2022.101158>
- Arnold, E., Mejía, L., Kyllö D., Rojas, E., Maynard, Z., Robbins, N. y Herre, E. 2003.** Fungal Endophytes limit pathogen damage in a tropical tree. *PNAS.* 100(26), 15649-15654. <https://doi.org/10.1073/pnas.2533483100>
- Barolo, M., Castelli, M. y López, S. 2023.** Antimicrobial properties and biotransforming ability of fungal endophytes from *Ficus carica* L. (Moraceae). *Mycology.* 1-24. <https://doi.org/10.1080/21501203.2023.217550>
- Barrera-Necha, L. y García-Barrera, L. 2008.** Antifungal activity of essential oils and their compounds on the growth of *Fusarium* sp. Isolate from papaya (*Carica papaya*). *Rev. UDO. Agric.* 8(1), 33-41. <https://dialnet.unirioja.es/servlet/articulo?codigo=3094829>
- Bayman, P., Mosquera-Espinosa, A., Saladini-Aponte, C., Hurtado-Guevara, N. y Viera-Ruiz, N. 2016.** Age-dependent mycorrhizal specificity in an invasive orchid, *Oeceoclades maculata*. *Am. J. Bot.* 103(11), 1880-1889. <https://doi.org/10.3732/ajb.1600127>
- Bayman, P. 2019.** The History of Vanilla in Puerto Rico: Diversity, Rise, Fall, and Future Prospects. In: Havkin-Frenkel, D., Belanger, F. (Eds.) *Handbook of Vanilla Science and Technology*, 2nd Edition. Wiley Blackwell. pp. 111-118
- Bhai, R. y Dhanesh, J. 2008.** Occurrence of fungal diseases in vanilla (*Vanilla planifolia* Andrews) in Kerala. *J. Spices. Aromat. Crops.* 17: 140–148. <https://updatepublishing.com/journal/index.php/josac/article/view/4907>
- Bhai, S., Remya, B., Danesh, J. y Eapen, S. 2009.** In vitro and in planta assays for biological control of *Fusarium* root rot disease of Vanilla. *J. Biol. Control.* 23(1), 83-86. <https://doi.org/10.18311/JBC/2009/3621>
- Bordolla-Pérez, V., Iglesias-Andreu, L., Herrera-Cabrera, B. y Vovides-Papalouka, A. 2016.** Aborción prematura de frutos de *Vanilla planifolia* Jack. *Ex Andrews. Agro-Productividad.* 9(S1). <https://revista-agro-productividad.org/index.php/agroproductividad/article/view/873>

- Casillas-Isiordia, R., Flores-de la Rosa, F., Can-Chulim, A., Luna, E., Rodríguez-Guerra, R., Ramírez-Guerrero, L. y Luna-Rodríguez, M. 2017.** *Fusarium* sp. associated with Vanilla sp. rot in Nayarit, Mexico. *ARN J. Agric. Biol. Sci.* 12(2), 43-50. <http://dspace.uan.mx:8080/jspui/handle/123456789/2207>
- Carbajal-Valenzuela, I., Muñoz-Sánchez, A., Hernández-Hernández, J. Barona-Gómez, F., Truong, C. y Cibrián-Jaramillo, A. 2022.** Microbial Diversity in Cultivated and Feral Vanilla *Vanilla planifolia* Orchids Affected by Stem and Rot Disease. *Microb Ecol* 84, 821–833. <https://doi.org/10.1007/s00248-021-01876-8>
- Card, S., Johnson, L., Teasdale, S. y Caradus, J. 2016.** Deciphering endophyte behaviour: the link between endophyte biology and efficacious biological control agents. *FEMS Microbiol Ecol.* 92, fiw114. <https://doi.org/10.1093/femsec/fiw114>
- Chowdhary, K. y Kaushik, N. 2018.** Biodiversity study and potential of fungal endophytes of peppermint and effect of their extract on chickpea rot pathogens. *Arch. Phytopathol. Pflanzenschutz.* 51, 139-155. <https://doi.org/10.1080/03235408.2018.1440707>
- De Almeida, A., Concas, J., Campos, M., Materatski, P., Varanda, C., Patanita, M., Murolo, S., Romanazzi, G. y Do Rosario, M. 2020.** Endophytic Fungi as Potential Biological Control Agents against Grapevine Trunk Diseases in Alentejo Region. *Biology.* 9(12), 420. <https://doi.org/10.3390/biology9120420>
- De Silva, N., Brooks, S., Lumyong, S. y Hyde, K. 2019.** Use of endophytes as biocontrol agents. *Fungal Biol. Rev.* 33, 133-148. <https://doi.org/10.1016/j.fbr.2018.10.001>
- Eke, P., Adamou, S., Fokom, R., Dinango, V., Tsouh, P., Wakam, L., Nwaga, D. y Fekam, F. 2020.** Arbuscular mycorrhizal fungi alter antifungal potential of lemon-grass essential oil against *Fusarium solani*, causing root rot in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Heliyon.* 6: e05737. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2020.e05737>
- Flanagan, N. y Mosquera-Espinosa, A. 2016.** An integrated strategy for the conservation and sustainable use of native Vanilla species in Colombia. *Lankesteriana.* 16(2), 201–218. <http://dx.doi.org/10.15517/lank.v16i2.26007>
- Flores-de la Rosa, F., De Luna, E., Adame-García, J., Iglesias-Andreu, L. y Luna-Rodríguez, M. 2018.** Phylogenetic position and nucleotide diversity of *Fusarium oxysporum* f. sp. *vanillae* worldwide based on translation elongation factor 1 α sequences. *Plant Pathol.* 67(6): 1278 – 1285. <https://doi.org/10.1111/ppa.12847>
- Food and Agriculture Organization Data (FAOSTAT). 2022.** Vanilla Production. <https://www.fao.org/faostat/en/#data>
- Gamboa, M. y Bayman, P. 2001.** Communities of Endophytic Fungi in leaves of a Tropical Timber Tree (*Guarea guidonia*: Meliaceae). *Biotropica.* 33(2), 352-360. <https://www.jstor.org/stable/2663841>
- Gangadara, N., Saifulla, N., Najaraja, R. y Basavaraja, M. 2010.** Biological control of *Fusarium oxysporum* f. sp. *vanillae*, the causal agent of stem rot of Vanilla in vitro. *IJSN.* 1(2), 259-261. ISSN 2229-6441
- Ge, A., Liang, Z., Xiao, J., Zhang, Y., Zeng, Q., Xiong, C., Han, L., Wang, J. y Zhang, L. 2021.** Microbial assembly and association network in watermelon rhizosphere after soil fumigation for *Fusarium* wilt control. *Agric. Ecosyst. Environ.* 312, 107336. <http://doi.org/10.1016/j.agee.2021.107336>

- Grisoni, M. y Nany, F. 2021.** The beautiful hills: half a century of vanilla (*Vanilla planifolia* Jacks. ex Andrews) breeding in Madagascar. *Genet Resour Crop Evol* 68, 1691–1708. <https://doi.org/10.1007/s10722-021-01119-2>
- Hernández, J., Quintana F. y Nava, H. 2018.** Monitoring and analyzing environmental factors favoring outbreaks of *Fusarium oxysporum* f. Sp. *vanillae* in a vanilla shade house. *Int. J. Agric. Biol.* 11(1): 58 – 652018. <https://doi.org/10.25165/j.ija-be.20181101.2803>
- Hernández-Hernández, J. 2019.** Vanilla Diseases. In: Havkin-Frenkel, D. y Belanger, F. (Eds.) *Handbook of Vanilla Science and Technology*, 2nd Edition. Wiley Blackwell. pp. 27-39
- Hernández-Hernández, J. 2014.** Técnicas implementadas para el cultivo de vainilla en México. In: Araya, C., Cordero, R., Paniagua, A., Azofeifa, J. (Eds.). *I Seminario Internacional de Vainilla. Promoviendo la investigación, la extensión y la producción de vainilla en Mesoamérica*. pp. 81-92
- Horinouchi, H., Muslim, A. y Hyakumachi, M. 2010.** Biocontrol of *Fusarium* wilt of spinach by the plant growth promoting fungus *Fusarium equiseti* GF183. *J Plant Pathol.* 92(1), 249-254. <https://www.jstor.org/stable/41998793>
- Huang, L., Niu, Y., Su, L., Deng, H. y Lyu, H. 2020.** The potential of endophytic fungi isolated from cucurbit plants for biocontrol of soilborne fungal diseases of cucumber. *Microbiol Res.* 231, 126396. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2019.126369>
- Jayasekhar, M., Manonmani, K., Justin, C. y Gailce, L. 2008.** Development of integrated biocontrol strategy for the management of stem rot disease (*Fusarium oxysporum* f. sp. *vanillae*) of Vanilla. *Agricultural Science Digest.* 28(2), 109-111. <https://arccjournals.com/journal/agricultural-science-digest/ARCC2554>
- Kadir, N., Naher, L., Kayat, F., Sidek, N., Zain, N. y Bakar, T. 2021.** Morphological and molecular identification of *Fusarium* spp. and *Colletotrichum* spp. isolated from infected vanilla orchid. *Malays. J. Microbiol.* 17(1): 42-51. <http://dx.doi.org/10.21161/mjm.200846>
- Foullaud, M., Verpoorte, R. y Kodja, H. 2015.** Fungal endophytes of Vanilla across Réunion Island: isolation, distribution and biotransformation. *BMC Plant Biol.* 15,142. <https://doi.org/10.1186/s12870-015-0522-5>
- Koyyappurath, S., Conéjero, G., Dijoux, J., LApeyre-Montés, F., Jade, K., Chiroleu, F., Verdeil, J., Besse, P. y Grisoni, M. 2015.** Differential responses of Vanilla Accessions to Root Rot and Colonization by *Fusarium oxysporum* f. sp. *radicis-vanillae*. *Front. Plant Sci.* 6:1125. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.01125>
- Koyyappurath, S., Atuahiva, T., Le Guen, R., Batina, H., Le Squin, S., Gautheron, N., Edel Hermann, V., Peribe, J., Jahiel, M., Steinberg, C., Liew, E., Alabouvette, C., Besse, P., Dron, M., Sache, I., Laval, V. y Grisoni, M. 2016.** *Fusarium oxysporum* f. sp. *radicis-vanillae* is the causal agent of root and stem rot of Vanilla. *Plant Pathol.* 65,612-625. <https://doi.org/10.1111/ppa.12445>

- Latz, M., Jensen B., Collinge, D. y Jørgensen, H. 2018.** Endophytic fungi as biocontrol agents: Elucidating mechanisms in disease suppression. *Plant Ecol Divers* 11:555–567. <https://doi.org/10.1080/17550874.2018.1534146>
- Li, H., Yan, C., Tang, Y., Ma, X., Chen, Y., Chen, S., Lin, M. y Liu, Z. 2020a.** Endophytic bacterial and fungal microbiota in different cultivars of cassava (*Manihot esculenta* Crantz). *J Microbiol.* 58, 614–623. <https://doi.org/10.1007/s12275-020-9565-x>
- Li, Z., Ma, L., Zhang, Y., Zhao, W., Zhao, B. y Zhang, J. 2020b.** Effect of wheat cultivars with different resistance to *Fusarium graminearum* abundance and microbial community composition. *Plant Soil.* 448:383-397. <https://doi.org/10.1007/s11104-020-04441-3>
- Li, W. y Liu, Q. 2019.** Changes in fungal community and diversity in strawberry rhizosphere soil after 12 years in the greenhouse. *Journal of Integrative Agriculture.* 18(3): 677-687. [https://doi.org/10.1016/S2095-3119\(18\)62003-9](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(18)62003-9)
- Manosalva-Esteva, J. y Mosquera-Espinosa, A. 2014.** Enfermedades fungosas en Uchuva (*Physalis peruviana*) y evaluación in vitro de hongos endófitos con actividad biocontroladora. *Rev. Fito. Colomb.* 38(1), 1-8
- Marín-Montoya, M., Santa-Cardona, C. y Díez, M. 2012.** Identification of the causal agent of vanilla basal stem rot in crops under greenhouse shed conditions from Colombia. *Rev. Mex. Mic.* 35, 23-34. https://www.scielo.org.mx/scielo.php?pid=S0187-31802012000100004&script=sci_abstract&tlng=en
- Montes de Oca-Vásquez, G.M., Solano-Campos, F., Azofeifa-Bolaños, B., Paniagua-Vásquez, A., Vega-Baudrit, J., Ruiz-Navarro, A., López-Mondéjar, R. y Bastida, F. 2020.** Microhabitat heterogeneity associated with *Vani-lla* spp. and its influences on the microbial community of leaf litter and soil. *Soil Ecol. Lett.* 2, 195–208. <https://doi.org/10.1007/s42832-020-0041-7>
- Mosquera-Espinosa, A., Bonilla-Monar, A., Flanagan, N., Rivas, Á., Sánchez, F., Chavarriaga, P., Bedoya, A. y Riascos-Ortiz, D. 2022.** In Vitro Evaluation of the Development of *Fusarium* in Vanilla Accessions. *Agronomy.* 12, 2831. <https://doi.org/10.3390/agronomy12112831>
- Mosquera-Espinosa, A., Bayman, P., Prado, G., Gómez-Carabali, A. y Tupac, J. 2013.** The double life of *Ceratoabasidium*: orchid mycorrhizal fungi and their potential for biocontrol of *Rhizoctonia sonani* sheath blight of rice. *Mycologia.* 105(1), 141–150. <https://doi.org/10.3852/12-079>
- Muchem, M. y Yemata, G. 2022.** Epidemiology and pathogenicity of vascular wilt of chickpea (*Cicer arietinum* L.) caused by *Fusarium oxysporum* f.sp. ciceris, and the host defense responses. *S. Afr. J. Bot.* 151:339-348. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2022.10.008>
- Murphy, B., Jadwiszczak, M., Soldi, E. y Hodkinson, T. 2018.** Endophytes from the crop wild relative *Hordeum secalinum* L. improve agronomic traits in unstressed and salt-stressed barley. 4, 1548195. <https://doi.org/10.1080/23311932.2018.1549195>
- Nguyen, M., Yong, J., Sung, H. y Lee, J. 2020.** Screening of Endophytic Fungal Isolates Against *Raffaelea quercus-mongolicae* Causing Oak Wilt Disease in Korea. *Mycobiology.* 48, 484-494. <https://doi.org/10.1080/12298093.2020.1830486>

- Novotná, A., Benítez, Á., Herrera, P., Cruz, D., Filipczyk, E. y Suárez, J. 2018.** High diversity of root-associated fungi isolated from three epiphytic orchids in southern Ecuador. *Mycoscience*. 59:24-32. <https://doi.org/10.1016/j.myc.2017.07.007>
- Olatunde, A., Mohammed, A., Ibrahim, M., Tajuddeen, N. y Shuaibu, M. 2022.** Vainillin: A food additive with multiple biological activities. *Eur. J. Med. Chem.* 5: 10055. <https://doi.org/10.1016/j.ejmcr.2022.100055>
- Olantinwo, R., So, C. y Eberhardt, T. 2019.** Effect of *Acaromyces Ingoldii* Secondary Metabolites on the Growth of Brown-Rot (*Gloeophyllum Trabeum*) and White-Rot (*Trametes Versicolor*) Fungi. 47, 506-511. *Mycobiology*. <https://doi.org/10.1080/12298093.2019.1686944>
- Ordoñez, N., Otero, T. y Díez, C. 2012.** Hongos endófitos de orquídeas y su efecto sobre el crecimiento de *Vanilla planifolia* Andrews. *Acta Agron.* 61(3), 282-290. http://www.scielo.org.co/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0120-28122012000300010
- Peters, L., Prado, L., Silva, F., Souza, F. y Carvalho, C. 2020.** Selection of endophytes as antagonists of *Colletotrichum gloeosporioides* in acai palm. *Biol. Control*. 150:104350. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2020.104350>
- Pinaria, A., Liew, E. y Burgess, L. 2010.** *Fusarium* species associated with vanilla stem rot in Indonesia. *Australas Pl. Pathol.* 39, 176–183. <https://doi.org/10.1071/AP09079>
- Pinaria, A., Laurence, M., Burgess, L. y Liew, E. 2015.** Phylogeny and origin of *Fusarium oxysporum* f. sp. *vanillae* in Indonesia. *Plant Pathol.* 64, 1358-1465. <https://doi.org/10.1111/ppa.12365>
- Porras-Alfaro, A. y Bayman, P. 2011.** Hidden Fungi, Emergent Properties: Endophytes and Microbiomes. *Annu Rev Phytopathol.* 49, 291–315. <https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-080508-081831>
- Radjacommare, R., Venkatesan, S. y Samiyappan, R. 2010.** Biological control of phytopathogenic fungi of vanilla through lytic action of *Thichoderma* species and *Pseudomonas fluorescens*. *Arch. Phytopathol. Pflanzenschutz.* 43(1), 1-17. <http://dx.doi.org/10.1080/03235400701650494>
- Ramírez-Mosqueda, M., Iglesias-Andreu, L., Luna-Rodríguez, M. y Castro-Luna, A. 2015.** *In vitro* phytotoxicity of culture filtrates of *Fusarium oxysporum* f. sp. *vanillae* in *Vanilla planifolia* Jacks. *Sci Hortic.* 197, 573–578. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2015.10.019>
- Ramírez-Mosqueda, M., Iglesias-Andreu, L., Noa-Carrazana, J. y Armas-Silva, A. 2018.** Selection of *Vanilla planifolia* Jacks. ex Andrews genotypes resistant to *Fusarium oxysporum* f. sp. *vanillae*, by biotechnology. *Rev. Agro. Prod.* 11(3), 70-74. <https://revista-agroproductividad.org/index.php/agroproductividad/article/view/219>
- Ramírez-Mosqueda, M., Iglesias-Andreu, L., Telxeira da Silva, J., Luna-Rodríguez, M., Noa-Carrazana, J., Bautista-Aguilar, J., Leyva-Ovalle, O. y Murguía-González, J. 2019.** *In vitro* selection of vanilla plants resistant to *Fusarium oxysporum* f. sp. *vanilla*. *Acta Physiol. Plant.* 41, 40. <https://doi.org/10.1007/s11738-019-2832-y>
- Ramos-Quintana, F., Bautista-Hernández, A. y Sotelo-Nava, H. 2017.** Relationship between temperature and relative humidity with the outbreak of the fungus *Fusarium oxysporum* f. sp. *vanillae* Rev. Mex. Cien Agr. 8(3), 713-720. <https://doi.org/10.29312/remexca.v8i3.44>

- Ratankumar, A., Sharma, S., Behere, G., Akoijam, R., Singh, Y., Thokchom, S. y Nongdu, E. 2022.** First report of *Fusarium oxysporum* causing damping-off of tree bean (*Parkia timoriana*) seedlings in Northeastern India. *Crop Protection*. 155:105935. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2022.105935>
- Rather, R., Srinivasan, V. y Anwar, M. 2018.** Seasonal deviation effects foliar endophyte assemblage and diversity in *Asparagus racemosus* and *Hemidesmus indicus*. *BMC Ecol* 18, 52. <https://doi.org/10.1186/s12898-018-0211-y>
- Rodriguez, R., White Jr, J., Arnold, A. y Redman, A. 2009.** Fungal endophytes: diversity and functional roles. *New phytologist*. 182(2), 314-330. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.02773.x>
- Rojas, E., Jensen, B., Jorgensen, H., Latz, M., Esteban, P., Ding, Y. y Collinge, D. 2020a.** Selection of fungal endophytes with biocontrol potential against *Fusarium* head blight in wheat. *Biol Control*. 144, 104-222. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2020.104222>
- Rojas, E., Sapkota, R., Jensen, B., Jorgensen, H., Henriksson, T., Jorgensen, L., Nicolaisen, M. y Collinge, D. 2020b.** *Fusarium* Head Blight Modifies Fungal Endophytic Communities During Infection of Wheat Spikes. *Microb. Ecol*. 79, 397-408. <https://doi.org/10.1007/s00248-019-01426-3>
- Romero-Cortes, T., Pérez, V., López, P., Rodríguez-Jimenes, G., Robles-Olvera, V. y Aparicio, J. 2019.** Antifungal activity of vanilla juice and vanillin against *Alternaria alternata*. *CYTA—Journal of Food*. 17, (1): 375–383. <https://doi.org/10.1080/19476337.2019.1586776>
- Sandheep, A., Asok, A. y Jisha, M. 2012.** Biocontrol of *Fusarium* wilt of vanilla (*Vanilla planifolia*) using combined inoculation of *Trichoderma* sp. and *Pseudomonas* sp. *Int. J. Pharma Bio Sci*. 3(3), 706 – 716. <https://doi.org/10.3923/pjbs.2013.580.584>
- Sarsaiya, S., Shi, J. y Chen, J. 2019.** A comprehensive review on fungal endophytes and its dynamics on Orchidaceae plants: current research, challenges, and future possibilities. *Bioengineered*. 10(1), 316-334. <https://doi.org/10.1080/21655979.2019.1644854>
- Scott, M., Rani, M., Samsatly, J., Charron, J. y Jabaji, S. 2018.** Endophytes of industrial hemp (*Cannabis sativa* L.) cultivars: identification of culturable bacteria and fungi in leaves, petioles, and seeds. *Can J Microbiol*. 64(10):664-680. <https://doi.org/10.1139/cjm-2018-0108>
- Shahrtash, M. y Brown, S. 2023.** Interactions between fungal endophytes and pathogens isolated from the invasive plant kudzu (*Pueraria montana* var. *lobata*). *Arch. Phytopathol. Pflanzenschutz*. 56, 87-107. <https://doi.org/10.1080/03235408.2023.2178055>
- Sharma, P. 2022.** Biocontrol strategies – retrospect and prospects. *Indian Phytopathol*. <https://doi.org/10.1007/s42360-023-00601-4>
- Sharma, S., Gupta, S., Dhar, M. y Kaul, S. 2018.** Diversity and Bioactive Potential of Culturable Fungal Endophytes of Medicinal Shrub *Berberis aristata* DC.: A First Report. *Mycobiology*. 46, 370-381. <https://doi.org/10.1080/12298093.2018.1538068>

- Silva, R., Neto, W., Oliveira, R., Bezerra, J., Bezerra, J., De Lima, V., Vieira, L., Tobosa, J., Souza-Motta, C. y Silva, G. 2023.** Effect of climate and phenological stage on fungal endophytes community on *Sorghum bicolor* leaves. *Mycol. Prog.* 22, 19. <https://doi-org.bdbib.javerianacali.edu.co/10.1007/s11557-023-01870-z>
- Solano-De la Cruz, M.T., Adame-García, J., Gregorio-Jorge, J., Jiménez-Jacinto, V., Vega-Alvarado, L., Iglesias-Andreu, L., Escobar-Hernández, E. y Luna-Rodríguez, M. 2019.** Functional categorization of de novo transcriptome assembly of *Vanilla planifolia* Jacks. potentially points to a translational regulation during early stages of infection by *Fusarium oxysporum* f. sp. *vanillae*. *BMC Genomics.* 20, 826. <https://doi.org/10.1186/s12864-019-6229-5>
- Soleha, S., Muslim, A., Suwandi, S., Kadir, S. y Pratama, R. 2022.** The identification and pathogenicity of *Fusarium oxysporum* causing acacia seedling wilt disease. *J. For. Res.* 33, 711–719. <https://doi.org/10.1007/s11676-021-01355-3>
- Soto-Arenas, M. y Dressler, R. 2004.** Vanilla. In: Hammel, B., Grayum, M., Herrera C., Zamora, N. (Eds.) *Manual de Plantas de Costa Rica, III, Monocotiledónea (Orchidaceae-Zingiberaceae)*. Missouri Botanical Garden, -INBio-Museo Nacional de Costa Rica. pp. 383-387
- Srivastava, S., Kadooka, C. y Uchida, J. 2018.** *Fusarium* species as pathogen on orchids. *Microbiol Res.* 207, 188-195. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2017.12.002>
- Suryanarayanan, T., Rajulu, G. y Vidal, S. 2016.** Biological control through fungal endophytes: Gaps in knowledge hindering success. *Curr. Biotechnol.* 5(3), 1-14. <https://doi.org/10.2174/2211550105666160504130322>
- Talapatra, K., Roy, A., Saha, A. y Das, P. 2017.** In vitro antagonistic activity of a root endophytic fungus towards plant pathogenic fungi. *J. appl. Biol. Biotechnol.* 5(2), 68-71. <https://doi.org/10.7324/JABB.2017.50210>
- Talukdar, R. y Tayung, K. 2021.** Endophytic fungal assemblages of *Zanthoxylum oxyphyllum* and their antimicrobial potential. *Plant Science Today.* 8(1):132–139. <https://doi.org/10.14719/pst.2021.8.1.979>
- Villamizar-Gallardo, R., Ortiz-Rodríguez, O. y Escobar, J. 2017.** Symbiotic and endophytic fungi as biocontrols against cocoa (*Theobroma cacao* L.) phytopathogens. *Summa Phytopathol.* 43(2), 87-93. <https://doi.org/10.1590/0100-5405/2175>
- Villavicencio-Vásquez, M., Espinosa-Lozano, R., Pérez-Martínez, S. y Sosa del Castillo, D. 2018.** Foliar endophyte fungi as candidate for biocontrol against *Moniliophthora* spp. of *Theobroma cacao* (Malvaceae) in Ecuador. *Acta. Biol. Col.* 23(3), 235-241. <http://dx.doi.org/10.15446/abc.v23n3.69455>
- White, J., Torres, M., Sullivan, R., Jabbour, R., Chen, Q., Tadych, M., Irizarry, I., Bergen, M., Havkin-Frenkel, D. y Belanger, F. 2014.** Microscopy Research and Technique: Occurrence of *Bacillus amyloliquefaciens* as a Systemic Endophyte of Vanilla Orchids. *Microsc. Res. Techniq.* 77(11), 874-885. <https://doi.org/10.1002/jemt.22410>
- Wilson, D. 1995.** Endophyte: The Evolution of a Term, and Clarification of Its Use and Definition. *Oikos.* 73(2), 274-276. <http://www.jstor.org/stable/3545919>

- Wu, Z., Su, Q., Cui, Y. He, H., Wnag, J., Zhang, Y., Zhao, Y., Abul, H., Yang, Y. y Long, Y. 2020.** Temporal and spatial pattern of endophytic fungi diversity of *Camellia sinensis* (cv. Shu Cha Zao). *BMC Microbiol* 20, 270. <https://doi.org/10.1186/s12866-020-01941-1>
- Wu, AL., Jiao, XY., Fan, FF., Wang, JS., Guo, J., Dong, EW., Wang, LG. y Shen, XM. 2019.** Effect of continuous sorghum cropping on the rhizosphere microbial community and the role of *Bacillus amyloliquefaciens* in altering the microbial composition. *Plant Growth Regul.* 89, 299–308. <https://doi.org/10.1007/s10725-019-00533-y>
- Xiong, W., Li, R., Ren, Y., Liu, C., Zhao, Q., Wu, H., Jousset, A. y Shen, Q. 2017.** Distinct roles for soil fungal and bacterial communities associated with the suppression of vanilla *Fusarium* wilt disease. *Soil Biol. Biochem.* 107, 198–207. <http://doi.org/10.1016/j.soilbio.2017.01.010>
- Xiong, W., Zhao, Q., Xue, C., Xun, W., Zhao, J., Wu, H., Li, R. y Shen, Q. 2016.** Comparison of Fungal Community in Black Pepper-Vanilla and Vanilla Monoculture Systems Associated with Vanilla *Fusarium* Wilt Disease. *Front. Microbiol.* 7:117. <http://doi.org/10.3389/fmicb.2016.00117>
- Xiong, W., Zhao, Q., Zhao, J., Xun, W., Li, R., Zhang, R. y Shen, Q. 2015.** Different Continuous Cropping Spans Significantly Affect Microbial Community Membership and Structure in a Vanilla-Grown Soil as Revealed by Deep Pyrosequencing. *Microb. Ecol.* 70(1): 209–218. <https://doi.org/10.1007/s00248-014-0516-0>
- Yang, J., Ren, X., Liu, M., Fan, P., Ruan, P., Zhao, Y., Wang, B. y Li, R. 2022.** Suppressing soil-borne *Fusarium* pathogens of bananas by planting different cultivars of pineapples, with comparisons of the resulting bacterial and fungal communities. *Appl. Soil. Ecol.* 169:104211. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2021.104211>
- Yu, J., Wu, Y., He, Z., Li, M., Zhu, K. y Gao, B. 2018.** Diversity and antifungal activity of endophytic fungi associated with *Camellia oleifera*. *Mycobiology.* 46, 85-91. <https://doi.org/10.1080/12298093.2018.1454008>
- Zhang, Y., Tian, C., Xiao, J., Wei, L., Tian, Y. y Liang, Z. 2020.** Soil inoculation of *Trichoderma asperellum* M45a regulates rhizosphere microbes and triggers watermelon resistance to *Fusarium* wilt. *AMB Expr.* 10, 189. <https://doi.org/10.1186/s13568-020-01126-z>
- Zhang, Y., Yu, X., Zhang, W., Lang, D., Zhang, X., Cui, G. y Zhang, X. 2019.** Interactions between Endophytes and Plants: Beneficial Effect of Endophytes to Ameliorate Biotic and Abiotic Stresses in Plants. *J. Plant Biol.* 62, 1–13. <https://doi.org/10.1007/s12374-018-0274-5>
- Zhao, Q., Wang, H. y Wang, H. 2012.** Effects of planting period on vanilla physiological indices and rhizosphere soil microbial community structure. *Chin J Trop Crop.* 33:1562–1567