

MICROORGANISMOS BENÉFICOS: UNA ALTERNATIVA PARA LA RECUPERACIÓN DEL TEJIDO SOCIAL, PAZ TERRITORIAL Y EMPRENDIMIENTO EN CULTIVOS DE AGUACATE EN ZONAS DE POSCONFLICTO, MONTES DE MARÍA

Alexander Pérez Cordero
Adrián Barboza García
Leonardo Chamorro Anaya
Pavel Peroza Piñeres

| Editores académicos

Estudios de Paz y Posconflicto
Capacidades para el mejoramiento rural





PROGRAMA COLOMBIA CIENTÍFICA
RECONSTRUCCIÓN DEL TEJIDO SOCIAL EN
ZONAS DE POSCONFLICTO EN COLOMBIA

COMITÉ CIENTÍFICO DE LA EDITORIAL TIRANT LO BLANCH

MARÍA JOSÉ AÑÓN ROIG

*Catedrática de Filosofía del Derecho
de la Universidad de Valencia*

ANA CAÑIZARES LASO

*Catedrática de Derecho Civil
de la Universidad de Málaga*

JORGE A. CERDIO HERRÁN

*Catedrático de Teoría y Filosofía de Derecho
Instituto Tecnológico Autónomo de México*

JOSÉ RAMÓN COSSÍO DÍAZ

*Ministro en retiro de la Suprema
Corte de Justicia de la Nación
y miembro de El Colegio Nacional*

MARÍA LUISA CUERDA ARNAU

*Catedrática de Derecho Penal
de la Universidad Jaume I de Castellón*

MANUEL DÍAZ MARTÍNEZ

Catedrático de Derecho Procesal de la UNED

CARMEN DOMÍNGUEZ HIDALGO

*Catedrática de Derecho Civil
de la Pontificia Universidad Católica de Chile*

EDUARDO FERRER MAC-GREGOR POISOT

*Juez de la Corte Interamericana
de Derechos Humanos
Investigador del Instituto de Investigaciones
Jurídicas de la UNAM*

OWEN FISS

*Catedrático emérito de Teoría del Derecho
de la Universidad de Yale (EEUU)*

JOSÉ ANTONIO GARCÍA-CRUCES GONZÁLEZ

Catedrático de Derecho Mercantil de la UNED

JOSÉ LUIS GONZÁLEZ CUSSAC

*Catedrático de Derecho Penal
de la Universidad de Valencia*

LUIS LÓPEZ GUERRA

*Catedrático de Derecho Constitucional
de la Universidad Carlos III de Madrid*

ÁNGEL M. LÓPEZ Y LÓPEZ

*Catedrático de Derecho Civil
de la Universidad de Sevilla*

MARTA LORENTE SARIÑENA

*Catedrática de Historia del Derecho
de la Universidad Autónoma de Madrid*

JAVIER DE LUCAS MARTÍN

*Catedrático de Filosofía del Derecho
y Filosofía Política de la Universidad de Valencia*

VÍCTOR MORENO CATENA

*Catedrático de Derecho Procesal
de la Universidad Carlos III de Madrid*

FRANCISCO MUÑOZ CONDE

*Catedrático de Derecho Penal
de la Universidad Pablo de Olavide de Sevilla*

ANGELIKA NUSSBERGER

*Catedrática de Derecho Constitucional
e Internacional en la Universidad de Colonia
(Alemania). Miembro de la Comisión de Venecia*

HÉCTOR OLASOLO ALONSO

*Catedrático de Derecho Internacional
de la Universidad del Rosario (Colombia)
y Presidente del Instituto Ibero-Americano
de La Haya (Holanda)*

LUCIANO PAREJO ALFONSO

*Catedrático de Derecho Administrativo
de la Universidad Carlos III de Madrid*

CONSUELO RAMÓN CHORNET

*Catedrática de Derecho Internacional
Público y Relaciones Internacionales
de la Universidad de Valencia*

TOMÁS SALA FRANCO

*Catedrático de Derecho del Trabajo y de la
Seguridad Social de la Universidad de Valencia*

IGNACIO SANCHO GARGALLO

*Magistrado de la Sala Primera (Civil)
del Tribunal Supremo de España*

ELISA SPECKMAN GUERRA

*Directora del Instituto de Investigaciones
Históricas de la UNAM*

RUTH ZIMMERLING

*Catedrática de Ciencia Política
de la Universidad de Mainz (Alemania)*

Fueron miembros de este Comité:

Emilio Beltrán Sánchez, Rosario Valpuesta Fernández y Tomás S. Vives Antón

Procedimiento de selección de originales, ver página web:
www.tirant.net/index.php/editorial/procedimiento-de-seleccion-de-originales

Uso de microorganismos benéficos como una alternativa para la producción agrosostenible en cultivos de aguacate en zonas de posconflicto, Montes de María

Alexander Pérez Cordero
Adrián Barboza García
Leonardo Chamorro Anaya
Pavel Peroza Piñeres

Editores académicos

Lina Chamorro Anaya
Carlos Ariel Cardona Alzate
Leonardo Chamorro Anaya
Pavel Peroza Piñeres
Adrián Barboza García
Alexander Pérez Cordero

Autores



PROGRAMA COLOMBIA CIENTÍFICA
RECONSTRUCCIÓN DEL TEJIDO SOCIAL EN
ZONAS DE POSCONFLICTO EN COLOMBIA

Uso de microorganismos benéficos como una alternativa para la producción agrosostenible de aguacate en zonas de posconflicto, Montes de María / Lina Chamorro Anaya [y cinco más] . -- Bogotá : Tirant lo Blanch ; Programa Colombia Científica, 2023.

154 páginas : ilustraciones, gráficas y fotografías a color.

(Estudios de paz y posconflicto. Capacidades para el mejoramiento rural).

Incluye referencias bibliográficas: páginas 129-154.

ISBN: 978-628-76531-1-5 (impreso)

ISBN: 978-628-77900-3-2 (digital)

ISBN: 978-628-77900-4-9 (e-pub)

1. Aguacate -- Cultivo. 2. Agricultura biológica. 3. Agricultura sostenible. 4. Plagas del campo -- Control biológico. I. Pérez Cordero, Alexander, editor, autor. II. Barboza García, Adrián, editor, autor. III. Chamorro Anaya, Leonardo, editor, autor. IV. Peroza Piñeres, Pavel, editor, autor. V. Chamorro Anaya, Lina, autora. VI. Cardona Alzate, Carlos Ariel, autor. VII. Serie.

LC: HD9259.A95

CDD: 634.653 ed. 23

Catalogación en publicación de la Biblioteca Carlos Gaviria Díaz

Este libro de resultado de investigación pertenece a la Colección: Estudios de Paz y Posconflicto y es producto del trabajo desarrollado en el programa Colombia Científica Reconstrucción del Tejido Social en Zonas de Posconflicto en Colombia, código SIGP: 57579, con el proyecto de investigación “Competencias empresariales y de innovación para el desarrollo económico y la inclusión productiva de las regiones afectadas por el conflicto colombiano”, código SIGP: 58907 de Colciencias, 2017. Financiado en el marco de la convocatoria Colombia Científica, contrato n.º FP44842-213-2018 por el Banco Mundial.

- © Universidad de Caldas, Universidad Nacional de Colombia Sede Manizales, Universidad Autónoma de Manizales - UAM, Universidad de Sucre, Universidad Tecnológica del Chocó - Diego Luis Córdoba, Universidad de Granada, Université de Strasbourg, Fundación Centro Internacional de Educación y Desarrollo Humano - CINDE, Corporación Autónoma Regional Para el Desarrollo Sostenible del Chocó - CODECHOCÓ.
- © Lina Chamorro Anaya, Carlos Ariel Cardona Alzate, Leonardo Chamorro Anaya, Pavel Peroza Piñeres, Adrián Barboza García, Alexander Pérez Cordero, - Autores.
- © Alexander Pérez Cordero, Adrián Barboza García, Leonardo Chamorro Anaya, Pavel Peroza Piñeres, - Editores académicos.

Título: Uso de microorganismos benéficos como una alternativa para la producción agrosostenible en cultivos de aguacate en zonas de posconflicto, Montes de María

Primera edición: Bogotá 2023

Colección: *Estudios de Paz y Posconflicto*

Serie: Capacidades para el mejoramiento rural

ISBN: 978-628-76531-1-5

ISBN digital: 978-628-77900-3-2

ISBN e-pub: 978-628-77900-4-9

Esta edición se realizó en coedición con:

Tirant lo Blanch

Calle 11 # 2-16 (Bogotá D.C.)

Tel.: 4660171

Email: tlb@tirant.com

Librería virtual: www.tirant.com/co/

Editor: Tirant lo Blanch

Coordinación editorial académica: Mario Hernán López Becerra

Diseño de colección: Editorial Universidad de Caldas / Programa Colombia Científica

Corrección de estilo: Tirant lo Blanch

Diagramación de páginas interiores: Tirant lo Blanch

Fotografía de cubierta: proyecto Hilando Capacidades

Fotografías de separadores: Viviana Grisales Pascuaza

Adaptación de figuras: Melissa Zuluaga Hernández

La Colección *Estudios de Paz y Posconflicto* es de **acceso libre, abierto y gratuito**; es decir, que todos los contenidos están a disposición del usuario sin cargo alguno. Se le permite a los usuarios leer, compartir en cualquier medio o formato, imprimir, remezclar, transformar, comunicar públicamente la obra, generar obras derivadas o usarla para cualquier propósito legítimo, siempre que se cite la autoría y la fuente original de su publicación (programa de investigación Colombia Científica Reconstrucción del Tejido Social en Zonas de Posconflicto en Colombia, editorial coeditora y URL de la obra), sin solicitar permiso al programa, a la editorial o a los autores; con el propósito de incrementar la visibilidad de la publicación y de los investigadores en el ámbito nacional e internacional. **No se permite utilizar la obra con fines comerciales.**

Impreso y hecho en Colombia

Printed and made in Colombia



La mencionada obra tiene algunos derechos reservados.

Para mayor información comunicarse al siguiente correo:

directorcientifico.posconflicto@ucaldas.edu.co

CONTENIDO

Colección editorial <i>Estudios de Paz y Posconflicto</i> (2018-2022)	13
Equipo Programa de Investigación Colombia Científica	19
Prólogo.	23
Introducción	27
Capítulo 1.	
Micorrizas arbusculares: una alternativa agrosostenible para el cultivo de aguacate en los Montes De María, departamento de Sucre, Colombia	37
Cultivo de aguacate en Colombia	39
Cultivo de aguacate en los Montes de María	39
Micorrizas.	41
Hongos formadores de micorrizas arbusculares.	42
Estructura de los HMA	42
Esporas	43
Vesículas	44
Arbúsculos	44
Hifas	45
Importancia de la interacción HMA y plantas de aguacate	48
Factores que afectan la colonización de micorrizas en campo	49

Bioinoculantes a base de hongos micorrícicos	49
HMA y prospección productiva de aguacate en Colombia	51
Las micorizas como herramienta para una agricultura sostenible	51
Capítulo 2.	
Uso y manejo de <i>Trichoderma spp.</i> como alternativa para promoción del crecimiento vegetal en cultivos de aguacate	57
<i>Trichoderma spp.</i>	58
Aislamiento de <i>Trichoderma spp.</i>	59
Identificación taxonómica de <i>Trichoderma spp.</i>	60
Identificación molecular de los aislados de <i>Trichoderma spp.</i>	61
<i>Trichoderma spp.</i> como promotor del crecimiento vegetal	63
Promoción de crecimiento vegetal <i>in vitro</i> de <i>Trichoderma spp.</i>	65
Capítulo 3.	
Control biológico de nematodos fitoparásitos a base del hongo <i>Paecilomyces lilacinus</i>	73
<i>Paecilomyces lilacinus</i>	77
Ciclo biológico.	78
Modo de Acción.	79
Métodos de control y manejo de nematodos	83
Capítulo 4.	
Diversidad poblacional y funcional de bacterias endófitas promotoras de crecimiento asociadas a plántulas de aguacate	91
Materiales y métodos	95
Aislamiento de bacterias endófitas.	96
Desinfección superficial de tejidos.	96
Determinación de la densidad poblacional	96
Ensayo de evaluación de nitrógeno reducido en forma de ion amonio	96
Determinación del fosfato disuelto	97
Ensayo de producción de ácido 3 indol acético	97
Diversidad de bacterias endófitas	98

Capítulo 5.	
Rizobacterias promotoras de crecimiento vegetal	111
Rizobacterias promotoras del crecimiento vegetal	113
Mecánica directa de RPCV	114
Solubilización de fosfato	115
Producción de fitohormonas	117
Mecanismos Indirecta de RPCV	119
Resistencia sistémica inducida (RSI)	119
Producción de ácido 1-aminociclopropano-1-carboxílico desaminasa	120
Producción de exopolisacáridos	121
Conclusión	125
Referencias.	129
Bibliografía.	153
Sobre los autores y autoras.	155

LISTA DE FIGURAS

Figura 1	
Morfotipos de hongos formadores de micorrizas arbusculares en rizósfera del suelo de fincas aguacateras de los Montes de María, departamento de Sucre	43
Figura 2	
Colonización micorrícica en raíces de aguacate mediante formación de vesículas . . .	44
Figura 3	
Colonización micorrícica en raíces de aguacate mediante formación de arbúsculos . .	45
Figura 4	
Colonización micorrícica en raíces de aguacate mediante formación de micelio. . . .	46
Figura 5	
Estructuras intra y extrarradicales de los HMA	47
Figura 6	
Procedimiento para la obtención de <i>Trichoderma</i> spp. en cultivos de aguacate.	59
Figura 7	
Estructuras morfológicas de <i>Trichoderma</i> spp.	60
Figura 8	
Crecimiento en medio agar PDA de cepas de <i>Trichoderma</i> spp. asiladas de cultivos de aguacate, en lo municipios de Chalán y Ovejas.	61
Figura 9	
Dendograma basado en el método de Neighbor-Joining	62
Figura 10	
<i>Trichoderma</i> comercial, <i>T. harzianum</i> (OvejasLIM1) y de <i>T. viride</i> (ChalanLIM5)	64
Figura 11	
Producción de sideróforos in vitro de cepas nativas de <i>Trichoderma</i> spp.	66

Figura 12	
Solubilización de fosfato in vitro de cepas nativas de <i>Trichoderma</i> spp.	68
Figura 13	
Nematodos fitoparásitos encontrados en Montes de María	76
Figura 14	
Morfología general del hongo <i>P. lilacinus</i>	78
Figura 15	
Mecanismo de destrucción de nematodo	79
Figura 16	
Crecimiento micelial de <i>Paecilomyces</i> sp., sobre una larva de <i>M. javanica</i>.	80
Figura 17	
Escala de severidad del daño ocasionado por el nematodo <i>Meloidogyne</i> sp.	84
Figura 18	
<i>P. lilacinus</i> en el control de huevos de ambos patógenos	85
Figura 19	
Resultado de prueba de rango múltiple de Tukey para la cantidad de bacterias endófitas	99
Figura 20	
Resultados de la prueba de rango múltiple de Tukey para la densidad de población de bacterias endofíticas	99
Figura 21	
Relación inversa con respecto al pH del medio	101
Figura 22	
Dendograma de bacterias endófitas promotoras de crecimiento aisladas de aguacate cv. Lorena, en los municipios de Chalán y Ovejas	102
Figura 23	
Mecanismos de acción de las PGPR	113
Figura 24	
Representación de la fijación biológica de nitrógeno de plantas	115
Figura 25	
Representación esquemática de la solubilización del fósforo del suelo por PGPR	117

LISTA DE TABLAS

Tabla 1.

Diversidad de bacterias endófitas de raíces de aguacate cv. Lorena con actividad promotora de crecimiento in vitro	103
--	-----

Tabla 2.

Rizobacterias promotoras del crecimiento vegetal y su aplicación en el crecimiento y desarrollo vegetal (Gouda et al., 2018).	121
---	-----

Colección editorial *Estudios de Paz* y *Posconflicto* (2018-2022)

Programa de Investigación Colombia Científica
Reconstrucción del Tejido Social en Zonas de Posconflicto en Colombia
Cód. SIGP. 57579 de Minciencias. 2017
Financiado por el Banco Mundial

El problema es cómo investigar la realidad para transformarla.

Orlando Fals Borda

Los acuerdos de paz logrados entre el gobierno colombiano y uno de los actores más relevantes del conflicto armado interno en nuestro país, las Fuerzas Armadas Revolucionarias de Colombia (FARC-EP), instituyen un acontecimiento constitucional (jurídico y político) sin precedentes en Colombia, cuya trascendencia va más allá de lo firmado en el Teatro Colón en noviembre de 2016¹. Nunca se había llegado tan lejos, después de casi seis décadas de conflicto interno armado que dejaron más de ocho millones y medio de víctimas, según el RUV.

¹ Véase Biblioteca del proceso de paz entre el gobierno nacional y las FARC-EP. Esta biblioteca representa un esfuerzo de construcción de memoria histórica que busca dejar evidencia sobre el trabajo realizado y las lecciones aprendidas durante la fase exploratoria y la fase pública de las conversaciones.

Los acuerdos impulsaron reflexiones acerca del uso de la tierra y la necesidad de preservar el campo como despensa natural del país y conexión vital con lo sentipensante. En un tono de máximo esfuerzo conciliador, nuestros acuerdos —porque le pertenecen al pueblo colombiano— plantaron la idea de lo diferencial, que tanta falta hacía a la consolidación del Estado social de derecho, en tanto a reconocimiento de identidades que comparten un mismo suelo y conviven juntos en las diferencias.

Se trata del reconocimiento legal y político de las diferencias de todo orden, lo cual determinó lo que conocemos como paz territorial. La denominación no es fortuita, expresa el espíritu de los acuerdos: somos territorios (en el sentido más amplio) diferenciales y diferenciados, anunciando diversas costumbres, economías, lenguas, culturas y saberes, dinámicas sociales y políticas.

Desde estas dimensiones, pensamos que la tierra nos reclama aquí y ahora, por propuestas de acción-transformación como la que hace referencia al papel de la ciencia, la tecnología y la innovación en los territorios. Desde los acuerdos y como gesto de cumplimiento a su implementación, el gobierno colombiano convocó a través de Minciencias en el 2017, al diseño y formulación de programas de investigación desde Colombia Científica, en cinco focos estratégicos: salud, alimentos, energías sostenibles, bioeconomía y sociedad. La Universidad de Caldas como universidad ancla, presentó la propuesta de programa de investigación en el foco sociedad con el nombre de “Reconstrucción del Tejido Social en Zonas de Posconflicto en Colombia”, apostándole a tres retos de país: construcción de una paz estable y duradera, innovación social para el desarrollo económico y la inclusión productiva y educación de calidad desde la ciencia, la tecnología y la innovación (CTEI).

Conscientes de la complejidad que trae consigo la idea de un programa de investigación, se formuló bajo el liderazgo de la Universidad de Caldas junto con otras nueve entidades entre universidades (Universidad Nacional de Colombia Sede Manizales; Universidad Autónoma Manizales - UAM; Universidad Tecnológica del Chocó - Diego Luis Córdoba; Universidad de Sucre; Universidad de Granada; Université de Strasbourg; Universidad Nacional Autónoma de México, UNAM) y organizaciones del sector productivo (Centro Internacional de Educación y Desarrollo Humano - CINDE y Corporación Autónoma Regional Para el Desarrollo Sostenible del Chocó, Codechocó), una propuesta que conectara el pensamiento científico con las particularidades de los territorios en tres departamentos: Caldas,

Sucre y Chocó, y trece municipios². En cuatro años de articulación continua entre investigadores, comunidades, instituciones públicas y privadas, universidades, organizaciones, funcionarios y, en particular, con actores territoriales se formularon cinco proyectos, descritos más adelante.

El programa de investigación Colombia Científica “Reconstrucción del Tejido Social en Zonas de Posconflicto en Colombia” tiene como objetivo general producir conocimiento y transformación social a través de la coconstrucción de estrategias de I+D+i multidisciplinares e intersectoriales para el fortalecimiento de capacidades políticas, ciudadanías activas, competencias productivas, alfabetización mediática y generación de soluciones sustentables que contribuyan a la reconstrucción del tejido social en zonas de posconflicto para un mejor vivir. En desarrollo de los objetivos específicos, se propone:

1. Comprender las dinámicas sociales, educativas, productivas y territoriales de las comunidades rurales duramente afectadas por el conflicto armado en los departamentos de Caldas, Chocó y Sucre.
2. Fortalecer las capacidades políticas, educativas, productivas y ambientales de las comunidades rurales, mediante estrategias de desarrollo e innovación, multidimensionales, multidisciplinares e intersectoriales, que les permitan afrontar los nuevos retos que propone el contexto de posconflicto.
3. Propiciar alianzas entre comunidades rurales, sector productivo e instituciones de educación superior (IES), que permitan implementar procesos de transferencia de conocimiento y de tecnología, así como el incremento de productividad y sostenibilidad de las entidades participantes.
4. Diseñar lineamientos de política pública integrada (multidimensional y multisectorial), para la reconstrucción del tejido social en zonas de posconflicto para un mejor vivir, de acuerdo con el enfoque de paz territorial.
5. Fortalecer los indicadores de calidad I+D+i de las instituciones de educación superior vinculadas al programa, mediante actividades de investigación, docencia

² Caldas: Manizales, Samaná, Marulanda, Riosucio; Chocó: Quibdó, Istmina, Condoto, Unión Panamericana, Bojayá, Riosucio; y Sucre: Sincelejo, Chalán y Ovejas.

e internacionalización desarrolladas en el marco de la alianza con entidades del sector productivo y universidades internacionales de alta calidad.

En ese sentido, ciencia, tecnología e innovación (CTI) son una tríada fundamental para las llamadas sociedades del conocimiento, se nutren básicamente de la promoción y el fortalecimiento del pensamiento crítico y creativo. Estas capacidades una vez instaladas en comunidades académicas, organizaciones de la sociedad civil e instituciones públicas y privadas, constituyen uno de los más importantes elementos de avance para el desarrollo social.

En concordancia, esta colección se compone de piezas editoriales como cartillas didácticas para las comunidades involucradas, libros producto de las investigaciones, artículos y reflexiones científicas originales, de quienes ejecutan el programa desde y con los territorios enunciados, en un horizonte de tiempo de cinco años (2018-2023).

Se asume esta enorme responsabilidad con seriedad y compromiso, con plena conciencia de la complejidad, que tanto la implementación de los acuerdos de paz como un programa de investigación como el que estamos realizando suponen. El posconflicto requiere un acompañamiento de la sociedad colombiana y de la academia, para que la implementación de los acuerdos firmados en noviembre del 2016 pueda continuar su lenta pero importante materialización.

En este contexto, la colección *Estudios de Paz y Posconflicto* presenta un balance del estado actual de la conflictividad territorial de las regiones de Montes de María, el Pacífico Biogeográfico, el Alto Occidente y Oriente de Caldas, así como del fortalecimiento en referencia a las capacidades territoriales políticas, sociales, productivas, culturales y ecosistémicas para la transición. En ese orden de ideas, esta colección editorial ha sido organizada alrededor de estos proyectos:

Proyecto 1. Hilando capacidades políticas para las transiciones en los territorios.

Proyecto 2. Modelo ecosistémico de mejoramiento rural. Instalación de capacidades para el desarrollo rural y la construcción de paz.

Proyecto 3. Competencias empresariales y de innovación para el desarrollo económico y la inclusión productiva de las regiones afectadas por el conflicto colombiano.

Proyecto 4. Fortalecimiento docente desde la alfabetización mediática informacional y la CT&I, como estrategia didáctico-pedagógica y soporte para la recuperación de la confianza del tejido social afectado por el conflicto.

Proyecto transversal: Alianza interinstitucional, multidisciplinar, nacional e internacional en el aumento de la calidad educativa, científica, innovadora y productiva de las instituciones de educación superior.

Hemos previsto la escritura colaborativa como reflejo del equipo de investigadores integrantes del programa, así como de profesores investigadores de otras latitudes, en este reciente y amplio campo de pensamiento como el que constituye los *Estudios de Paz y Posconflicto*.

Aspiramos a que nuestra colección *Estudios de Paz y Posconflicto* pueda ser parte de un repertorio básico de textos clave, que ofrezcan a las comunidades con las que interactuamos y a las comunidades académicas del país y fuera de este; en tanto un bien superior como lo es alcanzar mínimos de paz, requiere conocer nuestros territorios, reconocer la Colombia profunda de la que se habla desde la tribuna de lo político, hasta los cuadernos de investigación del sociólogo, investigador, columnista y estudioso del conflicto y la paz en Colombia, Alfredo Molano Bravo, pasando también por el filósofo, escritor y pedagogo colombiano Estanislao Zuleta, quien nos recuerda que: “sólo un pueblo escéptico sobre la fiesta de la guerra, maduro para el conflicto, es un pueblo maduro para la paz” (Zuleta, 1991).

Es la Colombia profunda la que narra y compone esta colección, la que cuenta desde los territorios las adversidades y esfuerzos de sus comunidades, las problemáticas en que habitan, sus resiliencias y construcciones hacia una paz territorial posible.

Con estas líneas gruesas de trabajo investigativo en campo y desde los territorios, en tanto investigación, acción, participación; rendimos homenaje a un gran colombiano, el sociólogo Orlando Fals Borda y, al mismo tiempo, depositamos nuestro grano de arena en el marco de un proceso de construcción colectiva de paz territorial y reconciliación, para la reconstrucción del tejido social en nuestra sociedad colombiana.

Esperamos que las páginas de estos volúmenes contribuyan a la implementación de los acuerdos de paz firmados en noviembre del 2016 y a muchos otros acuerdos

necesarios para crecer como individuos y colectivos capaces de alcanzar mayores niveles de cohesión política y social en nuestro país.

Estos libros, de nuestras realidades territoriales, pueden hacer sentir a los lectores de estas páginas lo que nosotros sentimos al conocer hermosos territorios y maravillosas comunidades de este Sur Global, en el que navegamos con dificultad y también con enorme capacidad resiliente.

Extendemos nuestra cordial invitación a la lectura de estas piezas editoriales que buscan no solo validar instrumentos críticos de análisis, sino también abrir horizontes posibles de comprensión y transformación de realidades complejas como las nuestras.

Comité editorial

Programa de investigación

Javier Gonzaga Valencia Hernández

Director científico

Equipo Programa de Investigación Colombia Científica

**Programa de Investigación Colombia Científica
“Reconstrucción del Tejido Social en Zonas de Posconflicto en Colombia”
Cód. SIGP. 57579 de Colciencias, 2017
Financiado por el Banco Mundial**

Entidades cooperantes

Universidades: Universidad de Caldas (IES Ancla); Universidad Nacional de Colombia sede Manizales; Universidad Autónoma Manizales, UAM; Universidad Tecnológica del Chocó, Diego Luis Córdoba; Universidad de Sucre; Universidad de Granada; Université de Strasbourg y Universidad Nacional Autónoma de México, UNAM.

Organizaciones: Centro Internacional de Educación y Desarrollo Humano, CINDE, y Corporación Autónoma Regional para el Desarrollo Sostenible del Chocó, Codechocó.

Redes: Red de Universidades por la Paz, Redunipaz; Red Nacional de Programas Regionales de Desarrollo y Paz, Redprodepaz; Consejo Comunitario Mayor de Condoto y río Iró, Cocomacoiró y Consejo Comunitario Mayor de Istmina y Parte del Medio San Juan, Cocominsa.

Grupos de investigación participantes

Estudios Jurídicos y Sociojurídicos · Comunicación, Cultura y Sociedad · Centro de Estudios sobre Conflicto, Violencia y Convivencia Social (Cedat) · Ciencias Veterinarias (Cienvet) · Cognición y Educación · Colectivo de Estudios de Familia · Centro de Estudios Rurales (Ceres) · Grupo de Investigación y Proyección Producción Agropecuaria (Gippa) · Grupo de Investigación en Tecnologías de la Información y Redes (Gitir) · Empresariado · Ética y Política · Desarrollo Regional Sostenible · Grupo de Investigación en Telemática y Telecomunicaciones (GTT) · Cultura de la Calidad en la Educación · Grupo de Trabajo Académico en Ingeniería Hidráulica y Ambiental · Grupo de Investigación de Alimentos Frutales · Grupo de Investigación en Procesos Químicos, Catalíticos y Biotecnológicos · Cálculo Científico y Modelamiento Matemático · Grupo de Investigación en Finanzas y Marketing · Grupo de Investigación en Recursos Energéticos (GIRE) · Teoría y Práctica de la Gestión Cultural · Estudios en Cultura y Comunicación · OIKOs · Bioprospección Agropecuaria · Proyecto Pedagógico (ProPed) · Grupo de Investigación en Medio Ambiente y Aguas (Gimaguas) · Ecología y Conservación de Ecosistemas Tropicales · Biosistemática.

Investigadores principales

Proyecto Hilando capacidades políticas para las transiciones en los territorios. Lidera Universidad de Caldas. Investigadores principales: Mario Hernán López Becerra y María Hilda Sánchez-Jiménez.

Contacto: hilandocapacidades.posconflicto@ucaldas.edu.co

Proyecto Modelo ecosistémico de mejoramiento rural. Instalación de capacidades para el desarrollo rural y la construcción de paz. Lidera Universidad de Caldas. Investigador principal: Javier Gonzaga Valencia Hernández.

Contacto: directorcientifico.posconflicto@ucaldas.edu.co

Proyecto Competencias empresariales y de innovación para el desarrollo económico y la inclusión productiva de las regiones afectadas por el conflicto colombiano. Lidera Universidad Nacional de Colombia Sede Manizales. Investigador principal: Carlos Ariel Cardona Alzate.

Contacto: ccemprende_man@unal.edu.co

Proyecto Fortalecimiento docente desde la Alfabetización Mediática Informativa y la CTel, como estrategia didáctico-pedagógica y soporte para la recuperación de la confianza del tejido social afectado por el conflicto. Lidera Universidad Nacional de Colombia Sede Manizales. Investigador principal: Germán Albeiro Castaño Duque.

Contacto: edcolcient_man@unal.edu.co

Proyecto Alianza interinstitucional, multidisciplinar, nacional e internacional en el aumento de la calidad educativa, científica, innovadora y productiva de las instituciones educativas de educación superior. Investigador principal: Germán Gómez Londoño.

Contacto: apoyofi.posconflicto@ucaldas.edu.co

Comité directivo

Javier Gonzaga Valencia Hernández / Director Científico; Germán Gómez Londoño / Subdirector de Fortalecimiento Institucional; Consuelo Vélez Álvarez / Subdirectora de Fortalecimiento Científico.

Equipo apoyo científico

Javier Gonzaga Valencia Hernández / Germán Gómez Londoño / Carlos Arturo Gallego Marín / María José Díaz Galván / Claudia Murillo / Carol Viviana Castaño Trujillo

Comité editorial

Javier Gonzaga Valencia Hernández / Consuelo Vélez Álvarez / Germán Gómez Londoño / María Hilda Sánchez Jiménez / Alejandra María Osorio / Juan Camilo Solarte Toro / Alejandro Peláez Arango / Carla Viviana Castaño Trujillo. Invitados: Claudia Murillo / María José Díaz Galván.

Equipo administrativo

María del Pilar Botero Rendón / Coordinación Administrativa; Juanita Velásquez Uribe / Profesional Financiera; Diego Ávila Gómez / Profesional de Adquisiciones.

Prólogo

El emprendimiento, la innovación y los encadenamientos productivos en las diferentes regiones que configuran el territorio nacional son elementos clave para el desarrollo competitivo de las mismas, lo que implica, en gran medida, la transformación y afectación del engranaje productivo de los diferentes tejidos empresariales. En esta línea, los procesos de negocio y las dinámicas emprendedoras poseen configuraciones identitarias que exaltan las vocaciones y tendencias productivas de los territorios, en virtud de identificar y explotar nuevas y mejores ventajas competitivas con las cuales se potencien los recursos y capacidades locales de cara a un contexto nacional e internacional. Lo que significa, en un sentido amplio, la aplicación de conocimientos científicos concretos que propendan al mejoramiento de los procesos industriales y de negocio, con el objetivo de dar respuesta de manera rápida y flexible a las exigencias y particularidades de un mercado cada vez más global.

En consecuencia, la transformación productiva de las regiones mediante la investigación científica aplicada, se ha perfilado como una de las principales características de lo que se conoce en la actualidad como la cuarta revolución industrial, lo que implica la conjunción de procesos encaminados hacia la humanización y universalización de la ciencia, en virtud de identificar nuevas maneras de brindar soluciones palpables y de regenerar las condiciones sociales y económicas de las comunidades a lo largo y ancho de la geografía nacional. Por tanto, para dar respuesta a esta importante gesta, emerge como una gran apuesta el programa *Colombia Científica*, la cual busca potenciar habilidades humanas para el desarrollo de los pueblos, mediante la articulación entre la ciencia, el empresariado y la sociedad civil. De manera que se pueda consolidar un ecosistema

de investigación, desarrollo e innovación para la integración y consolidación de tejidos empresariales locales con una perspectiva más competitiva y global, como respuesta a la reincorporación de un entramado social ávido de ideas y proyectos de vida a la luz de un acuerdo de paz formalizado.

Una de las principales líneas de acción, encaminadas hacia el alcance de los propósitos anteriormente descritos, es la de *emprendimiento*, cuyo proyecto líder es el denominado “*Competencias empresariales y de innovación para el desarrollo económico y la inclusión productiva de las regiones afectadas por el conflicto colombiano*”. Este plan busca potenciar sistemas productivos en diferentes regiones del país, las cuales, por casi seis décadas, han sido afectadas por el conflicto armado y la desigualdad social, lo que, de manera transversal, ha impactado en las condiciones de vida de diferentes comunidades y asociaciones productivas ubicadas en los departamentos de: Caldas, municipios de Samaná y Marulanda; Sucre, en Ovejas y Chalán; y Chocó, en Unión Panamericana.

En mérito de lo expuesto anteriormente, se presenta el libro “*Microrganismos benéficos: Una alternativa para la recuperación del tejido social, paz territorial y emprendimiento en cultivos de aguacate en zonas de posconflicto, Montes de María*”, el cual resalta la importancia y el potencial empresarial de este cultivo y su visualización como estrategia para la consolidación de un tejido empresarial competitivo y solidario. Este se caracteriza por la aplicación de prácticas agrícolas sustentables, cuya base de conocimiento radica, fundamentalmente, en el trabajo colaborativo, conformado entre la investigación científica aplicada desarrollada desde las universidades y la apertura voluntaria por parte de las comunidades para aceptar la aplicación efectiva de los saberes concebidos. Lo cual, ratifica la realidad y la importancia de la auténtica transferencia tecnológica; esto es, la generación de un conocimiento más humano y tangible, con el que se proporcionen soluciones más innovadoras para la transformación productiva de las regiones y del país.

El desarrollo de este libro se encuentra dentro de los objetivos del marco del proyecto “*Establecimiento de unidades productivas de aguacate en asocio con plátano, para la seguridad alimentaria y generación de ingresos a familias víctimas de la violencia en los municipios de Ovejas y Chalán, Montes de María, departamento de Sucre*” del programa: Reconstrucción del Tejido Social en Zonas de Posconflicto en Colombia.

Para el desarrollo de este proyecto se intervinieron dos municipios cultivadores de aguacate del departamento de Sucre —Chalán y Ovejas—, pertenecientes a la

asociación de productores *Asojuventud* y *Acdres*, respectivamente, con el propósito de fortalecer y guiar las capacidades agroindustriales y generar una cultura del emprendimiento en las regiones de influencia del programa. En la práctica, las comunidades productoras de aguacate podrán aprender las diferentes tecnologías, mediante la intervención, la transferencia tecnológica, el acompañamiento a las comunidades y la capacitación, pensados como motores del desarrollo local para la consolidación de fuentes de trabajo y métodos de subsistencia.

El presente documento apunta al mejoramiento de los ingresos y la calidad de vida de 30 familias de pequeños productores de los municipios de Chalán y Ovejas, y pretende que estas enseñanzas sean replicadas a todas las familias productoras del cultivo de aguacate de los Montes de María, en el departamento de Sucre y Bolívar. Estos objetivos tendrán un impacto en el aumento de ingresos generados por la producción de 30 hectáreas de aguacate tecnificado asociado con plátano y certificado en buenas prácticas agrícolas, con el uso de la biotecnología agrícola basada en un enfoque agrosostenible.

El grupo de Bioprospección Agropecuaria de la Universidad de Sucre promueve y facilita la investigación y la transferencia de tecnología, con el fin de contribuir al incremento de la producción y la productividad con información básica, producto de la experiencia de sus integrantes en el sector agropecuario, de ensayos realizados y del intercambio de conocimiento con otras instituciones que generan tecnologías agropecuarias, así como de bibliografía especializada consultada.

Esta publicación ha sido producida con el propósito de brindar información accesible a los diferentes actores involucrados en esta actividad agrícola de la zona, que comprende, entre otros, a estudiantes, técnicos y profesionales del sector frutícola, de tal manera que se convierta en una herramienta de investigación, aprendizaje y adopción de tecnologías, como parte de un proceso de desarrollo tecnológico.

En la naturaleza existe una amplia gama de interrelaciones entre especies de microorganismos en los ecosistemas, tales como sinérgicas, antagónicas y de competencia física y bioquímica, moduladas por múltiples y complejos factores bióticos y abióticos. En la rizósfera, uno de los principales sitios donde se presentan microorganismos, específicamente funcionales, se encuentran fijadores de nitrógeno, solubilizadores de fosfatos, promotores del crecimiento vegetal, biocontroladores y especies patogénicas, estos normalmente compiten por espacio y por nutrientes. Este libro presenta los avances más recientes sobre la biotecnología

de los microorganismos del suelo (rizosféricos y endófitos), como alternativa para la producción agrosostenible del cultivo del aguacate en los Montes de María.

Este libro documento es el resultado de las diferentes actividades realizadas durante la ejecución del trabajo llevado a cabo a través del programa de investigación “Reconstrucción del Tejido Social en Zonas de Posconflicto en Colombia”, Código SIGP: 57579 con el proyecto de investigación “Competencias empresariales y de innovación para el desarrollo económico y la inclusión productiva de las regiones afectadas por el conflicto colombiano”, Código SIGP: 58907. Financiado en el marco de la convocatoria Colombia Científica, Contrato No FP44842-213-2018.

Introducción

El sistema de producción del cultivo de aguacate en los montes de María del departamento de Sucre, Colombia, es diferente a los sistemas de producción del mismo cultivo en otras regiones del país. En los Montes de María, el cultivo de aguacate corresponde a una de las principales actividades económicas de la región, la cual representa el 90 % del total de la producción agrícola. Esta zona del país del caribe colombiano, durante décadas lideró la producción aguacatera, pero el conflicto armado que azotó la región en esos años ocasionó que muchos agricultores fueran asesinados y otros más desplazados, trayendo como consecuencia que las áreas establecidas y la producción fueran superadas por los departamentos de Antioquia y Tolima, donde se han hecho mayores inversiones en la tecnificación de los cultivos.

Para la producción de aguacate en Colombia es necesario establecer alternativas de manejo amigables con el medioambiente y de bajo costo para el control de la enfermedad conocida como marchitez, cuyo principal agente causal es *Phytophthora cinnamomi*. En la zona de los Montes de María, el Instituto Colombiano Agropecuario, ICA (2014) reportó para ese año la muerte del 47 % de las plantaciones de aguacate y el 67 % presentaba sintomatología asociada, lo que representó grandes pérdidas económicas para los agricultores. El hongo provoca pérdidas que oscilan entre un 30 % y un 50 % de los árboles en la etapa de vivero y durante los dos primeros años del establecimiento del cultivo (Tamayo, 2007).

Entre 2001 y 2012, el área cultivada creció en promedio anual un 0,1 % y la producción disminuyó en 3,3 %, debido al menor rendimiento que pasó de 13,3 t/ha en 2001 a 9,2 t/ha en el 2012. Esta menor productividad obedece a las enfermedades que afectaron

los cultivos, a las edades de los árboles que oscilan entre 10 y 50 años y al abandono de las tierras en la época crucial del conflicto armado. Además de estos problemas, faltan vías adecuadas para sacar sus productos hasta el principal centro de acopio, El Carmen de Bolívar, pues en época de invierno estas se vuelven intransitables (Yabrudy, 2012).

Los agricultores deben propender por la reducción en los costos de producción para incrementar la competitividad de las actividades agropecuarias y proteger su ingreso. En los rubros que componen los costos de producción, el componente de los fertilizantes y pesticidas tiene especial relevancia debido a su importancia para el adecuado desarrollo de los cultivos y su relativo mayor precio frente a otros insumos. Sin embargo, como consecuencia de la alta dependencia de materias primas importadas para la elaboración y comercialización de agroquímicos en Colombia, existe una alta vulnerabilidad frente a las fluctuaciones en las variables externas que determinan el precio y la disponibilidad de los agroinsumos en el país, lo que implica que la competitividad del sector agropecuario y el ingreso de los productores puedan verse afectados.

Con el desarrollo de cada capítulo del libro se entenderá que el manejo biotecnológico de los cultivos de aguacate con el uso de bioinsumos agrícolas, con base en normas y regulaciones internacionales, contribuye a fortalecer y mejorar las condiciones de su producción, importación, exportación, comercialización y utilización, elevando los niveles de calidad, eficacia y seguridad alimentaria en beneficio de la salud humana, la sanidad agropecuaria y el ambiente.

Los efectos adversos derivados del uso indiscriminado de plaguicidas han llevado a la búsqueda de alternativas no químicas para el manejo de plagas en el campo. Una de las alternativas no químicas más promisorias es el control biológico, que consiste en el control de plagas y enfermedades, mediante el uso de organismos vivos. Este método incluye el control microbial, que consiste en el uso productos elaborados a base de microorganismos (hongos y bacterias), conocidos como bioplaguicidas.

Entre los microorganismos usados en control de plagas, los hongos constituyen uno de los grupos de mayor importancia, debido a la facilidad para su aislamiento, producción masiva y formulación. El uso de estos es considerado una alternativa viable por su efectividad, su inocuidad para la salud humana y el ambiente, así como por su accesibilidad, ya que estos microorganismos están presentes en el suelo, rizósfera y tejidos vegetales de plantaciones de cultivo de aguacate en la zona. Es decir, se encuentran presentes en cualquier lugar del campo.

Algunos de estos microorganismos se pueden combinar resultando en efectos sinérgicos cuando se aplican de manera conjunta. El uso de biofertilizantes origina procesos rápidos, consume poca energía y no contamina el medioambiente. Lo cual, representa una importante alternativa para reducir el uso de abonos químicos, crear una conciencia de manejo agroecológico, producción sostenible y sustentable para disminuir el efecto negativo en el ambiente de los pesticidas, finalmente, mejora la productividad y la inocuidad de los cultivos en la zona del presente estudio.

Una de las líneas de trabajo de este proyecto fue el desarrollo de tecnologías de manejo de plagas y enfermedades basadas en el uso de bioplaguicidas, en este sentido, en el marco del proyecto se ha fortalecido la capacidad institucional para la producción artesanal y semi industrial de producción de bioinsumos. De manera que esperamos que este documento sea de utilidad a profesionales, técnicos y extensionistas que trabajan con pequeños productores y, así, apropien el uso de productos biológicos en el manejo agronómico de los cultivos.

El conflicto armado en Colombia ha dejado serios problemas en la competitividad de algunos departamentos del país, dejándolos rezagados en términos de infraestructura y capacidad para competir en el mercado. Además, muchas comunidades de cultivadores de aguacate no tienen fortalezas económicas claras, necesitan formar su capital humano para mejorar sus índices de ciencia, tecnología y productividad y, en consecuencia, necesitan contar con un fortalecimiento institucional que apoye y apalanque los aspectos anteriormente mencionados.

Esto tiene un valor aproximado de 800 000 000 COP comercializados en el mercado nacional y grandes almacenes de cadena, vendiéndose alrededor de 30 toneladas de aguacates semanales, lo que equivale a 30 000 frutos de este producto. De la comercialización y producción del aguacate criollo se benefician alrededor de 450 familias de los municipios de San Jacinto, El Carmen de Bolívar, Ovejas y Chalán, del departamento de Sucre.

Con el desarrollo de este libro de innovación y emprendimiento, se pretende contribuir a un mejoramiento integral en la calidad de vida de los productores de aguacate de la región de los Montes de María, con lo cual, se potenciaría la economía de los campesinos en asistencia técnica y buenas prácticas agrícolas, fortaleciendo las competencias empresariales y de innovación para el desarrollo económico y la inclusión productiva de Sucre (Chalán y Ovejas).

Teniendo en cuenta las condiciones de microclima que tiene la región, la información aquí consignada contribuirá a beneficiar a más de 3000 familias de estos territorios; ya que a través de esta publicación se logran develar los avances en referencia a la construcción del tejido social, el fortalecimiento comunitario y la creación de identidad cultural por parte de los pobladores y las familias rurales de los municipios de Chalán y Ovejas, así como la importancia de dejar competencias locales instaladas que se conviertan en elementos de incidencia de paz y reconciliación.

La producción agrícola ha aumentado increíblemente en los últimos años gracias a las tecnologías desarrolladas durante la revolución verde y la expansión del uso de la tierra, el agua y de otros recursos naturales (Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura [FAO], 2017). Sin embargo, este proceso de cultivo moderno ha incluido la utilización indiscriminada de plaguicidas y fertilizantes de síntesis química, lo cual ha derivado en diversos problemas ambientales ocasionados por la contaminación de estos recursos naturales (Gupta *et al.*, 2015). Por otra parte, de acuerdo con la FAO (2017), la agricultura se enfrentará a un gran desafío, ya que para el 2050 tendrá que producir casi un 50 % más de alimentos, forraje y biocombustibles que lo que producía en los últimos 10 años, debido a una tendencia sostenida en el aumento de la población. Así mismo, la elevada variabilidad de la temperatura, precipitaciones, sequías e inundaciones y la frecuente presencia de plagas y enfermedades resistentes a diferentes compuestos químicos, por su uso indiscriminado, serán factores importantes que perjudicarán el rendimiento de los cultivos. Lo anterior plantea grandes retos para la agricultura obligando a buscar sistemas que permitan obtener una producción óptima de alimentos, con la reducción de costos y la conservación de los recursos naturales a largo plazo (Pretty *et al.*, 2018).

A través del tiempo, plantas y microorganismos han coevolucionado y desarrollado diversas relaciones que les han conferido ventajas adaptativas en diversos hábitats en la tierra (Werner *et al.*, 2014; Upson *et al.*, 2018). En primer lugar, las plantas por su capacidad para convertir la energía solar en energía química, se han posicionado en la cima de las cadenas tróficas, proveyendo a otros organismos, como rizobacterias, de alimento (fotosintatos y metabolitos secundarios), un lugar ideal para habitar y un elemento esencial en el metabolismo de la respiración aeróbica celular (Stringlis *et al.*, 2018), mientras que las rizobacterias mejoran increíblemente el crecimiento, la salud y la capacidad de adaptación frente a diferentes condiciones de estrés biótico y abiótico de las plantas (Molina-Romero *et al.*, 2015; Stringlis *et al.*, 2018).

En los últimos años, se ha incentivado la investigación sobre el entendimiento de las interacciones entre plantas y microorganismos para, de esta manera, reemplazar los agroquímicos (fertilizantes y pesticidas) por productos altamente eficaces que contribuyan a mejorar la productividad de las plantas y que, además sean amigables con el medioambiente (Gupta *et al.*, 2015). Dentro de la aparición de nuevas tecnologías para optimizar la implementación de los cultivos, se encuentra el uso de los productos biológicos; es decir incorporar al sistema productivo organismos seleccionados por sus funciones en diversos procesos biológicos. Dentro de este grupo se pueden citar a los microorganismos promotores del crecimiento vegetal conocidos hoy como PGPM (Plant Growth-Promoting Microorganism). Estos habitan la rizósfera y estimulan significativamente el crecimiento de las plantas. Los mecanismos por los cuales los PGPM ejercen efectos positivos sobre las plantas son numerosos. Entre ellos se puede mencionar la fijación de N₂, la solubilización de fósforo (P), la capacidad de producir ácidos orgánicos (ácidos oxálico, fumárico y cítrico) y fosfatasas, facilitando la solubilidad del P y de otros nutrientes. Además, la promoción del crecimiento de las plantas puede asociarse a la producción de fitohormonas y a la protección contra hongos fitopatógenos.

Los microorganismos rizosféricos habitan el área del suelo que se encuentra unida a la raíz y que se extiende a pocos milímetros de la superficie del sistema radicular. Esta zona se caracteriza por la interacción única y dinámica de los procesos biogeoquímicos que ocurren entre las raíces de las plantas y los microorganismos del suelo, los cuales se ven altamente influenciados por los exudados radiculares (McNear, 2013), además, alberga una gran cantidad de microorganismos que en general estimulan el crecimiento vegetal y reducen la incidencia de enfermedades (Molina-Romero *et al.*, 2015). A este grupo bacteriano también se le ha asignado el nombre de rizobacterias promotoras del crecimiento vegetal (RPCV).

Así, el estudio de la interacción entre planta y microorganismo puede contribuir a comprender los fenómenos que ocurren en ese ecosistema y podría guiar sus aplicaciones para que resulten en recursos sustentables, con un menor impacto ambiental y con la disminución de la contaminación. El uso de microorganismos con potencialidades para la promoción del crecimiento vegetal es una alternativa para aumentar la producción agrícola. En efecto, las bacterias promotoras del crecimiento vegetal (PGPB) son un grupo de microorganismos promisorios, ampliamente estudiados, como una de las formas posibles para reducir los costos de producción en la agricultura moderna (de Souza *et al.*, 2015). Estas bacterias poseen varias

estrategias para potenciar el crecimiento de las plantas, como la solubilización y el reciclaje de nutrientes, la producción de hormonas estimuladoras del crecimiento, la fijación de nitrógeno, la inducción de defensa de las plantas, la producción de antibióticos y de otras sustancias antimicrobianas y la desintoxicación del suelo, entre otras (Rai y Nabti, 2017).

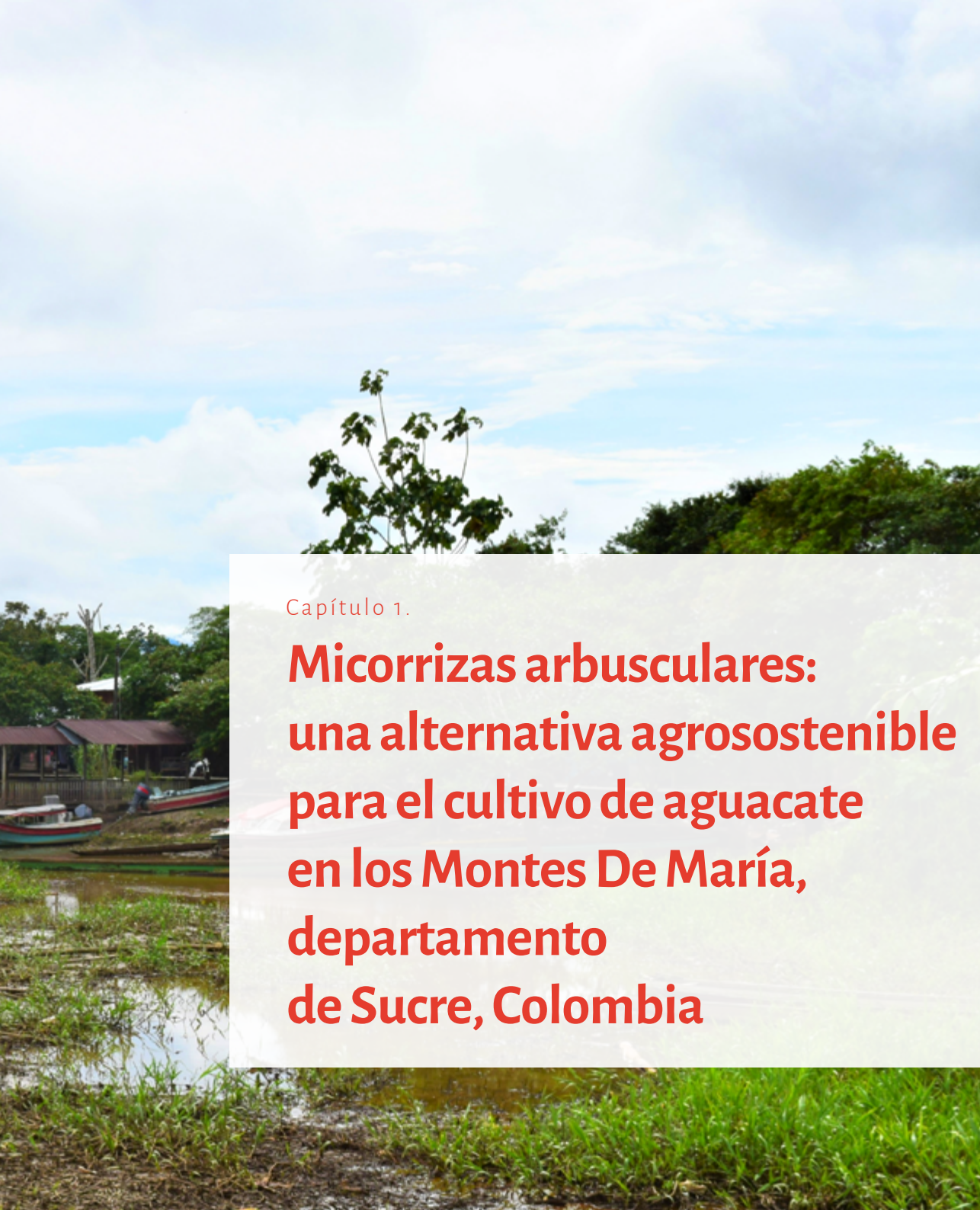
Por otra parte, la definición de bioinsumos incluye: biofertilizantes, bioestimulantes, biocontroladores, biorremediadores y/o reductores del impacto ambiental, biotransformadores para el tratamiento de subproductos agropecuarios y bioinsumos para la producción de bioenergía (Bocchetto *et al.*, 2020). Según el Conpes 3577 (2009), en los actuales sistemas de producción agrícola, los insumos representan el mayor costo para los agricultores, afectando la producción, puesto que sus precios, además de ser elevados, no son constantes. Una de las posibilidades para mitigar esta problemática consiste en explorar las reservas microbiológicas nativas, debido a que ofrecen un potencial para desarrollar tecnologías alternativas a los agricultores, quienes demandan procedimientos accesibles, que no representen un riesgo para el ecosistema o la salud.

Considerando lo anteriormente expuesto, el emprendimiento mediante el uso de microorganismos del suelo, para potencializar la productividad del cultivo de aguacate en las zonas rurales, tiene el potencial de convertirse en un mecanismo promotor de desarrollo rural, ya que lograría ser la solución a varias problemáticas. Esto, por medio de la implementación de alternativas biológicas para el manejo agrosostenible y la construcción del tejido social de dichas zonas.

Este libro presenta los avances más recientes sobre la biotecnología de los microorganismos del suelo, rizosféricos y endófitos, como alternativa para la producción agrosostenible del cultivo del aguacate en los Montes de María. En ese sentido, se aborda la temática de las micorrizas arbusculares asociadas a raíces de plantas de aguacate, los usos y el manejo de *Trichoderma spp.* como alternativa para la promoción del crecimiento vegetal en cultivos de aguacate, el control biológico de nematodos fitoparásitos a base del hongo biocontrolador *Paecilomyces lilacinus* y, finalmente, la diversidad poblacional y funcional de bacterias endófitas promotoras de crecimiento asociadas a plántulas de aguacate.

Los resultados presentados en este documento hacen parte de las actividades realizadas durante la ejecución en el marco del proyecto “Competencias empresariales y de innovación para el desarrollo económico y la inclusión

productiva de las regiones afectadas por el conflicto colombiano” Código SIGP: 58907, financiado en el marco de la convocatoria Colombia Científica, Contrato N° FP44842-213-2018, con el propósito de fortalecer las capacidades de producción agrosostenible, la capacidad de emprendimiento y el compromiso de conservación y cuidado del medioambiente en la zona de influencia de dicho proyecto.



Capítulo 1.

Micorrizas arbusculares: una alternativa agrosostenible para el cultivo de aguacate en los Montes De María, departamento de Sucre, Colombia

Capítulo 1. Micorrizas arbusculares: una alternativa agrosostenible para el cultivo de aguacate en los Montes De María, departamento de Sucre, Colombia

El origen del aguacate como especie frutal, de acuerdo con Williams (1976), tuvo lugar en las tierras altas del centro y oriente de México, así como en tierras altas de Guatemala y en las tierras bajas de Centroamérica (Costa Pacífica). Esta misma región está incluida en lo que se conoce como Mesoamérica, y también es considerada el área donde se llevó a cabo su domesticación. De manera que el cultivo de aguacate (*Persea americana* L.) crece de manera satisfactoria en países de clima cálido y templado, destacándose en los países latinoamericanos (Bernal y Díaz, 2008).

El aguacate es una especie vegetal que alcanza alturas que oscilan entre los 10 a 20 metros, con ramas bajas, corteza áspera y, en algunos casos, surcada longitudinalmente (Bernal y Díaz, 2008). El haz de las hojas cuando se encuentran jóvenes presenta un color rojizo, a medida que maduran cambian a color verde oscuro con poco brillo, el envés glauco y opaco. Inicialmente, densamente pubescente en ambas caras, después glabras y pinatinervadas, con 4-10 pares de 7 nervaduras laterales. Pecíolo largo, semicilíndrico, al principio poco pubescente, después glabra, de 1.5 cm de largo (Avilán *et al.*, 1997).

En cuanto al árbol de aguacate, este presenta inflorescencias en forma de racimos axilares, las flores son agrupadas en altas densidades, se insertan cerca de la base del brote nuevo, el raquis es comprimido o cilíndrico, presentando color verde amarillento, pubescente, con numerosas brácteas oblongas, lanceoladas de color verde amarillento, con pubescentes cortas y fugaces. Las flores son pequeñas, verdosas, bisexuales; presentando órganos masculinos y femeninos en una misma flor donde se maduran y son funcionales en diferente tiempo, densamente pubescentes, con pedicelos cortos. La envoltura exterior o perianto de la flor es una sola, interpretado como un cáliz constituido por seis partes agudas dispuestas en dos grupos, siendo las externas ligeramente mayores. Ochse *et al.* (1965) indican que se trata de tres sépalos y tres pétalos. Presentan 4 verticilios cada uno con 3 estambres llegando a 12. El ovario es unicelular que cuenta con un estilo sencillo y un estigma globoso. El fruto es una drupa periforme, oviforme o globosa, de color verde amarillento hasta marrón púrpura. La piel puede ser notablemente rugosa (guatemalteca), delgada (mexicana), gruesa y quebradiza (guatemalteca) o gruesa como cuero (antillana). La pulpa, de color amarillo claro verdoso, o verde claro, de consistencia suave y cremosa y la semilla grande, globosa o puntiaguda, con dos envolturas muy pegadas, los cotiledones son casi hemisféricos y de color rosado, blanco amarillento o verde claro (Avilan *et al.*, 1997). Las raíces del cultivo de aguacate son bastante superficiales. Primeramente, posee una raíz pivotante, muy ramificada, de distribución radial y, a partir de allí, las raíces secundarias y terciarias se distribuyen superficialmente, en los primeros 60 cm (Bernal y Díaz, 2008).

Por otra parte, de acuerdo con Díaz (2021), la producción mundial de aguacate ha aumentado a gran ritmo desde 1961, con un total de 7 308 978 toneladas hasta finales de 2021. Más de 60 países producen aguacate comercialmente, aunque el 70 % de la producción total se concentra en tan solo diez de ellos. En las cifras entregadas por la FAO (2023), Colombia ocupa la segunda posición mundial con 979 617 toneladas producidas en 2021, seguida por Perú que produjo 777 095, siendo México el mayor productor con 2,44 millones.

Así mismo, el país mantuvo esa posición en el total de área cosechada con 54 427 hectáreas, le precede Perú con 56 807 y México, país que se consolida como el más grande del mercado, con 261 777 hectáreas cosechadas. Aunque México es el principal productor en el mundo, participa con una tercera parte de la producción global, y con un 30 % del total de todas las exportaciones mundiales.

Cultivo de aguacate en Colombia

El aguacate es una fruta que presenta un alto consumo en fresco, con un gran potencial para su procesamiento agroindustrial. De acuerdo con el ranking mundial en la producción de aguacate, Colombia se ubica en el segundo lugar como país productor y de área cosechada, participando de manera activa con el 11 % del área mundial. Los departamentos con mayor producción de aguacate son Antioquia, Risaralda, Valle Del Cauca y Cundinamarca (Analdex, 2022).

En Colombia la producción de aguacate se extiende desde el nivel del mar hasta los 2 200 metros sobre el nivel del mar. Toda esta producción abastece tanto el mercado local como el externo, con un gran potencial de exportación de fruta fresca y procesada debido a las características de las variedades cultivadas y a las condiciones agroclimáticas favorables de las regiones productoras del país. Las exportaciones de aguacate colombiano durante el periodo de 2015 a septiembre de 2022 han registrado crecimientos anuales entre el 15 % y el 50 %, sumando un total de 725,8 millones USD FOB y 366 582,1 toneladas netas. Es importante señalar el crecimiento mayor al 200 % alcanzado en el año 2016, en el cual, se realizaron ventas al exterior por un valor de 35 000 000 USD FOB y 18 200,7 toneladas netas.

Pese a esta consideración, las variedades se han adaptado a las condiciones edafoclimáticas tropicales de las regiones productoras de aguacate en el país (Ramírez *et al.*, 2019).

Cultivo de aguacate en los Montes de María

La subregión de los Montes de María está ubicada en la parte central de los departamentos de Sucre y Bolívar, presentando una temperatura promedio de 27 °C con periodos alternos de lluvia y sequía durante el año y es bañada por fuentes hidrográficas que facilitan el impulso de la agricultura. Los principales cultivos que se aprovechan en la subregión son yuca, ñame, plátano, maíz y aguacate. También se han introducido cultivos de ají, cacao y palma de aceite, lo que ha generado fuentes de ingreso a la población agricultora (Aguilera-Díaz *et al.*, 2013; Osorio *et al.*, 2017).

El cultivo de aguacate comenzó en la década de 1990 en esta zona con el fin de dar sombra a los cultivos de café, no obstante, con la desaparición del cultivo de café, el

aguacate se convirtió en uno de los cultivos de mayor importancia para los agricultores alcanzando reconocimientos en mercados locales e internacionales (Yabrudy, 2012).

Las condiciones agroclimáticas de la subregión de los Montes de María permiten el crecimiento adecuado de la variedad de aguacate raza antillana, que está constituida por los ecotipos cebo, leche y manteco, distribuyéndose entre 100 y 130 árboles por hectárea. Adicional a esto, los cultivos de esta zona han surgido de manera espontánea, sin la implementación de técnicas de siembra y poda, incluso sin ningún método de fertilización (Yabrudy, 2012).

Durante 2010 la producción de aguacate en la subregión de los Montes de María fue 38 252 toneladas, lo que demuestra un aumento en la producción del 88,6 % de esta fruta. Sin embargo, la producción comenzó a disminuir debido a que los agricultores tuvieron que abandonar la zona por causa del conflicto armado, lo que ha llevado a la muerte de numerosos árboles por falta de control fitosanitario (Acevedo-Navas, 2012).

Los municipios de Chalán y Ovejas presentan como principal actividad económica la producción del cultivo del aguacate. Otros municipios importantes en la producción de este cultivo son el Carmen de Bolívar y San Jacinto, representando el 90 % del total de la producción regional (Aguilera-Díaz *et al.*, 2013). No obstante, las familias rurales de estos municipios reciben muy pocos recursos económicos para su sustento, puesto que son personas víctimas de la violencia y del desplazamiento forzoso. Por otra parte, la enfermedad tristeza del aguacate ha presentado una disminución en la producción y su comercialización debido a las condiciones de calidad que exigen los mercados, ocasionando un problema económico para los productores (Acevedo-Navas, 2012).

El sistema radicular del cultivo de aguacate carece de pelos radicales y se cree que esta carencia se deba a la abundancia de humedad y materia orgánica en los bosques tropicales donde evolucionó este frutal (Salazar, 2002). Sus raíces son superficiales, lo que determina la susceptibilidad que posee el árbol al exceso de humedad que induce asfixia y ataque de hongos que pudren los tejidos, estos pueden atacar de manera directa al árbol o ser oportunistas al momento de producirse un daño mecánico en la planta (Hernández y Escalona, 2003).

Ahora bien, la nutrición y productividad de los cultivos de aguacate debe darse de diferentes formas, entre ellas podemos destacar microorganismos que favorecen

la promoción del crecimiento vegetal de los mismos, destacándose los hongos micorrízicos arbusculares (HMA), biótros obligados de plantas que favorecen el crecimiento radical, con un consecuente aumento en la absorción de agua y nutrientes (Gañán *et al.*, 2011).

Para lograr un adecuado balance de elementos nutricionales en el cultivo, se requiere de la aplicación de fertilizantes, así como del uso de opciones orgánicas y biológicas, como las micorrizas, que contribuyan a reducir los impactos en el ambiente y a disminuir los costos de producción. Por tal motivo se menciona en este capítulo la importancia del uso de estos hongos simbióticos en el sistema de producción del cultivo de aguacate.

Los hongos formadores de micorrizas arbusculares (HMA) están presentes en los hábitats naturales donde el aguacate se encuentra de forma natural (Bárcenas *et al.*, 2006). Estos favorecen el contenido de clorofila y de elementos en el tejido foliar (Díaz *et al.*, 2017) y otorgan especial tolerancia a las plantas bajo condiciones de salinidad (Medina, 2016) y déficit de humedad, mediante la alteración de los perfiles hormonales de las plantas.

La diversidad de los HMA juega un papel muy importante en la productividad de las comunidades vegetales de los ecosistemas naturales y agrícolas (Lovera y Cuenca, 2007). En la producción de frutales, la fertilización química puede reducirse hasta en un 25 % al utilizar estos microorganismos benéficos (Ramos *et al.*, 2013; Simó *et al.*, 2015). Aparentemente, no existe especificidad taxonómica en la simbiosis (Lovera y Cuenca, 2007); sin embargo, mediante estudios de biología molecular se ha demostrado que algunas plantas son colonizadas preferencialmente por ciertas especies de HMA (Vandenkoornhuyse *et al.*, 2002). Es por ello que resulta necesario conocer la diversidad de estos hongos.

Micorrizas

El término “micorriza” fue utilizado por primera vez por el fitopatólogo alemán A. B. Frank, en 1885, para describir las estructuras modificadas de las raíces de especies forestales y, desde entonces, se ha extendido para referirse a un rango de asociaciones simbióticas mutualistas, entre hongos y raíces de plantas (Finlay, 2008).

Hongos formadores de micorrizas arbusculares

Las micorrizas son asociaciones entre la mayoría de las plantas existentes y los hongos benéficos que incrementan el volumen de la raíz y, por tanto, permiten una mayor exploración de la rizósfera. Son considerados los componentes más activos de los órganos de absorción de los nutrientes de la planta, la que a su vez provee al hongo simbionte de nutrientes orgánicos y de un nicho protector (Corredor y Gloria, 2001).

La mayoría de las plantas terrestres establecen en sus raíces al menos uno de los tres tipos de asociaciones micorrízicas; de ellas, la del tipo arbuscular es la simbiosis más extendida sobre el planeta, no solo por el número de plantas hospederas que son capaces de colonizar, sino también por su amplia distribución geográfica (Rivas, 1997).

Su nombre está asociado con estructuras especializadas denominadas arbuscúlos, que se forman en las células corticales de la raíz como resultado de la interacción entre planta y hongo. Estas estructuras constituyen el punto de intercambio de metabolitos entre los dos participantes de la simbiosis (Bago *et al.*, 1998).

Hasta hace pocos años, el uso de los HMA se encontraba restringido a aquellos cultivos que necesitan de una fase inicial de endurecimiento antes de establecerse en el campo, tales como los semilleros de hortalizas, los viveros en frutales y la fase de adaptación en vitroplantas.

Estructura de los HMA

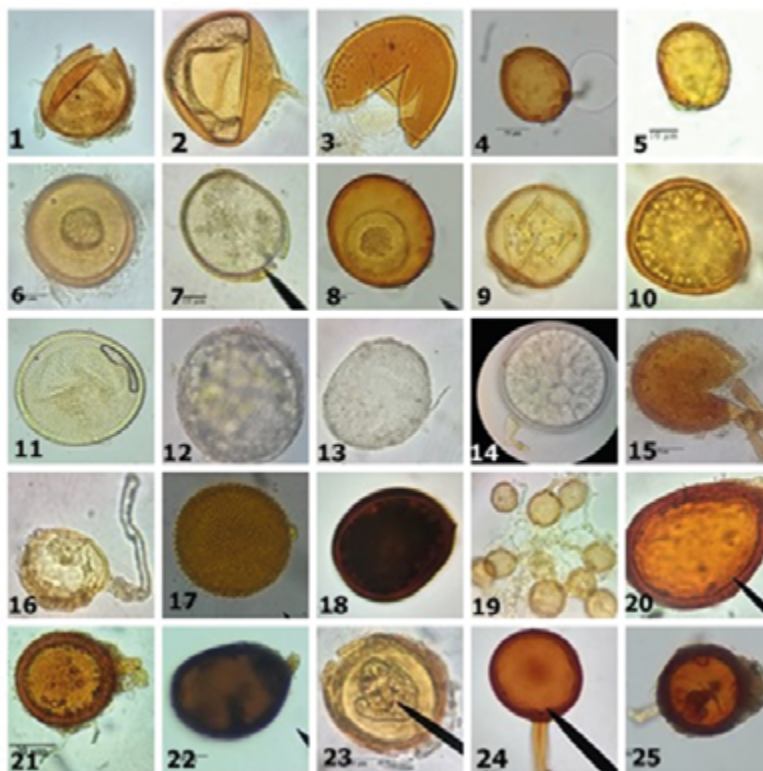
Los HMA son microorganismos del suelo que forman simbiosis con plantas terrestres creando esporas, arbuscúlos, vesículas (en algunas especies) e hifas, dentro de las células corticales de las plantas que colonizan.

Su distribución, además de amplia, ya que se encuentran en todos los ecosistemas y suelos, puede ser muy heterogénea en un mismo sitio en cuanto a variedad y cantidad, lo que es un requisito importante para que la planta obtenga el máximo beneficio de la asociación (Berdugo, 2009).

Esporas

Las esporas de las endomicorizas son de tamaño grande (20 a 500 μm); su forma puede ser globosa, elíptica, ovoide, reniforme, claviforme o irregular, además de poseer una gran gama de colores que ayuda también a su identificación. Algunas especies forman esporocarpios, mientras que otras forman esporas solas, ya sea en el interior o exterior de la rizósfera. Las esporas extra radicales son producidas por las hifas gruesas del micelio exterior (Tena, 2002). La Figura 1 muestra los morfotipos de HMA encontrados en la rizósfera del suelo en fincas aguacateras de los Montes de María, departamento de Sucre.

Figura 1 Morfotipos de hongos formadores de micorrizas arbusculares en rizósfera del suelo de fincas aguacateras de los Montes de María, departamento de Sucre

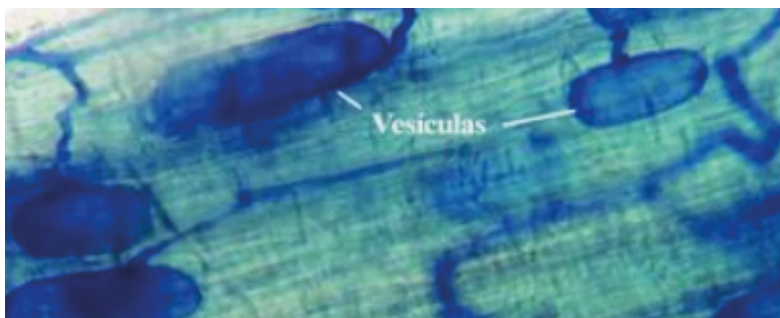


Fuente: Pérez *et al.*, 2020.

Vesículas

Las vesículas son estructuras que poseen los HMA, las cuales están llenas de lípidos, como el saco de los esquemas formados dentro de las raíces. Únicamente los miembros de las familias *Acaulosporaceae* y *Glomeraceae* cumplen funciones como medio de propagación. En las *Glomeraceae*, las vesículas son generalmente ovoideas elipsoides, mientras que en las *Acaulosporaceae* a menudo son elipsoides a irregulares o nudosas (Souza, 2005) (Figura 2).

Figura 2
Colonización micorrízica en raíces de aguacate mediante formación de vesículas

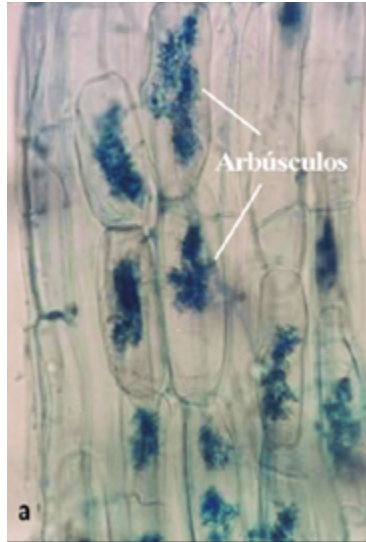


Fuente: Pérez *et al.*, 2020.

Arbúsculos

Los arbúsculos (hifas finamente ramificadas que participan en el intercambio de nutrientes) son, generalmente, de corta duración (entre 1 a 3 semanas) y se encuentran en las raíces jóvenes y delgadas. La formación de los arbúsculos es controlada por la planta huésped y su número depende de la especie y de la disponibilidad de nutrientes (Souza, 2005). Estos sirven como sitios de intercambio de metabolitos entre el hongo y la planta huésped (Figura 3).

Figura 3
Colonización micorrízica en raíces de aguacate mediante formación de arbuscúsculos

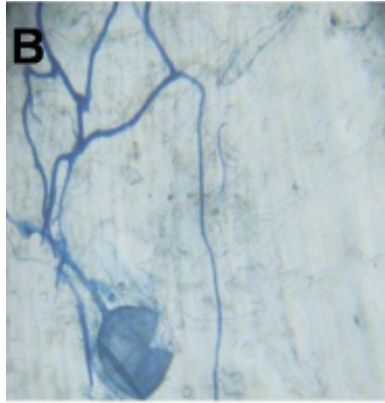


Fuente: Rivera *et al.*, (2016).

Hifas

Las hifas de los HMA crecen fuera de la raíz desarrollando una compleja red que se ramifica en el suelo circundante y puede alcanzar hasta 30 m de hifas por gramo de suelo. El crecimiento de las hifas favorece la formación o la unión de los agregados del suelo y su relativa persistencia de estos y sus productos (glomalina, etc.). (Morell *et al.*, 2009) (Figura 4).

Figura 4
Colonización micorrícica en raíces de aguacate mediante formación de micelio

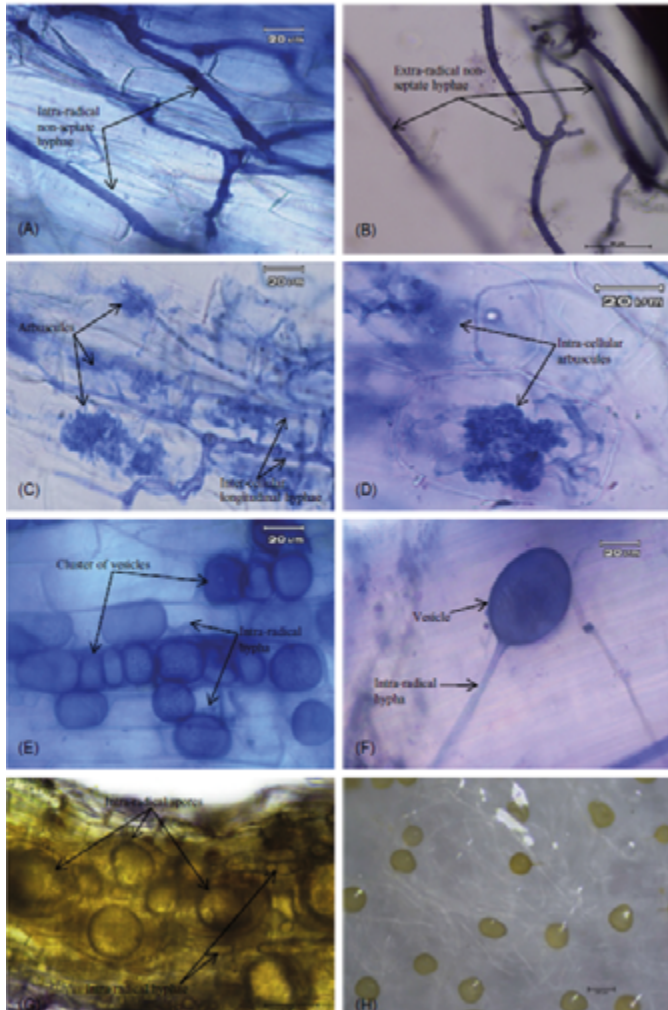


Fuente: Rivera *et al.*, (2016).

Por otra parte, las plantas han desarrollado numerosas estrategias desde que colonizaron los ecosistemas terrestres para hacer frente a los diversos retos bióticos y abióticos. Una de las estrategias más eficaces ha sido la capacidad de los sistemas de raíces para establecer relaciones simbióticas mutualistas benéficas con los microorganismos.

En la Figura 5, se pueden observar las estructuras intra y extrarradicales de los HMA en las raíces de las plantas.

Figura 5
Estructuras intra y extrarradicales de los HMA



Nota: (A) Colonización de hifas intrarradicales no separadas en raíces de plantas hospedadoras. (B) Colonización de hifas extrarradicales no separadas en raíces de plantas hospedadoras. (C) Colonización arbuscular tipo Arum de hifas longitudinales intercelulares. (D) Vista ampliada de colonización arbuscular intracelularmente tipo Arum en raíces. (E) Grupo de vesículas globosas e hifas intrarradicales en las raíces. (F) Vesícula subglobosa e hifas intrarradicales en raíces. (G) Formación de esporas e hifas intrarradicales en las raíces. (H) Esporas aisladas de *Rhizoglomus intraradices*.

Fuente: Kim y Bernard (2019).

Importancia de la interacción HMA y plantas de aguacate

Entre los cultivos de interés agrícola, se ha reportado que diversas leguminosas, cítricos, siembras de papaya, aguacate, manzana, mango, fresa y durazno son asociados a la presencia de los HMA por su interacción y por sus resultados benéficos en el desarrollo y la productividad. Con respecto al aguacate, esta es una planta con pocos pelos absorbentes, de manera que la absorción de agua y nutrientes se realiza a través de tejidos primarios desde las puntas de las raíces (Lavaire y Morazán, 2013). Por lo tanto, la asociación microbiológica entre el aguacate y los hongos micorrízicos se convierte en un mecanismo que facilita la exploración del suelo por parte de la raíz pivotante y muy ramificada en los primeros 60 cm (Whiley *et al.*, 1988a).

De igual forma, plantas con sistemas radiculares abundantes, pero con pocos pelos absorbentes, como la yuca, la cebolla y los cítricos, pueden ser altamente dependientes de la micorrización (Sánchez, 1999), mientras que plantas con un sistema radicular con abundantes raíces finas y pelos radiculares largos pueden ser poco dependientes de esta (Sieverding, 1991).

Desde la caracterización de un transportador de fosfato (*TP*) de alta afinidad, en un HMA por Harrison & van Buuren (1995), la asociación simbiótica entre plantas y estos hongos ha sido objeto de estudio para lograr el fortalecimiento en la toma de nutrientes y, además, plantear una alternativa para la fertilización agrícola sustentable, la cual, complementada con otras prácticas de fertilización orgánica, ha demostrado resultados muy favorables en el transporte de *P* al interior de las plantas (Velez y Sánchez, 2014). Según lo reportado por Berruti *et al.* (2015), el fósforo inorgánico (*Pi*), el *N* y el *S* se pueden transferir a las plantas a través de HMA. Actualmente, se sabe que existe una asimilación de *K*⁺ derivado de la simbiosis entre HMA y planta, la cual podría estar relacionada con la tolerancia de la planta al estrés abiótico (García y Zimmermann, 2014; Berruti *et al.*, 2015). Recientemente, se han publicado estudios de metaanálisis, centrados en la respuesta de cultivos a la contribución de diferentes concentraciones de micronutrientes provenientes de la interacción con HMA (Lehmann y Rillig, 2015; Berruti *et al.*, 2015). Los resultados muestran incrementos de *Zn* en tejidos de varias plantas de interés agrícola en distintos ambientes (Lehmann *et al.*, 2014), un efecto positivo en la absorción del *Cu* (Lehmann y Rillig, 2015) y un mejoramiento en la productividad y en el contenido nutricional de *Fe* y *Zn* en garbanzo (*Cicer arietinum* L.) (Pellegrino y Bedini, 2014).

De acuerdo con los planes de fertilización, de modo general, la extracción de nutrientes en la fruta fresca del aguacate, en orden descendente sería la siguiente: Potasio (K_2O) > Nitrógeno (N) > Fósforo (P_2O_5) > Calcio (CaO) > Magnesio (MgO) > Azufre (S) (Bernal y Díaz, 2008).

Factores que afectan la colonización de micorrizas en campo

Dentro de los factores abióticos que afectan negativamente a la asociación micorrícica, se encuentran las prácticas intensivas de manejo agrícola (Bethlenfalvay, 1993), consistentes en el uso excesivo de fertilizantes y agroquímicos que inhiben el establecimiento de la simbiosis y la efectividad de los HMA en la planta (Baum y Makeschin, 2000; Kjoller y Rosendahl, 2000). Adicionalmente, la excesiva mecanización agrícola y la ausencia de cobertura vegetal favorecen la erosión del suelo y, en consecuencia, reducen el número de propágulos, la biodiversidad y la funcionalidad de dichos simbiontes (Barea y Jeffries, 1995).

Entre los múltiples factores bióticos y abióticos que afectan la composición de las comunidades de HMA, la estructura de la comunidad de plantas es determinante debido a su preferencia por HMA (Kernaghan, 2005). Por otra parte, entre los factores abióticos, las condiciones del suelo han mostrado ejercer un control en las comunidades (Johnson *et al.*, 1992). Los cambios permanentes en el ambiente edáfico son un reflejo del dinamismo existente y se observa en parámetros como humedad, temperatura y disponibilidad de nutrientes, debido a condiciones naturales o al efecto de las prácticas culturales para mejorar la productividad de cultivos. Adicionalmente, el suelo puede sufrir procesos de degradación y contaminación con sustancias químicas tóxicas para plantas y microorganismos (Entry *et al.*, 2002).

Bioinoculantes a base de hongos micorrícicos

Los HMA han ganado un interés creciente en la ingeniería de ecosistemas naturales y bioinoculantes, y son comercialmente explotados en agricultura y silvicultura (Fitter *et al.*, 2011).

Varios experimentos realizados en campo e invernadero se han restringido a la inoculación única de una de las siguientes tres especies: *Rhizoglyphus intraradices*, *R. irregularis* y *Funneliformis mosseae* (Pellegrino y Bedini, 2014; Berruti *et al.*, 2015). Estas especies de HMA son simbioses muy generalistas que colonizan una diversidad de plantas hospedantes. Se pueden propagar fácil y masivamente, sobrevivir al almacenamiento a largo plazo y tener una amplia extensión geográfica (Opik *et al.*, 2010).

Las características antes mencionadas han hecho que estas especies de hongos micorrícicos arbusculares sean aptas como inoculantes premium (Berruti *et al.*, 2015). Sin embargo, varios reportes han destacado que los diferentes aislamientos dentro de la misma especie pueden causar una gran diferencia en la respuesta de la planta huésped (Angelard *et al.*, 2010). Esto indica que el uso generalizado de una sola especie de HMA, como *R. intraradices*, *R. irregularis* y *F. mosseae*, no deben considerarse como un defecto en estudios experimentales, ya que estas especies pueden contener una considerable heterogeneidad funcional (Berruti *et al.*, 2015).

Recientemente, el interés en los HMA se ha centrado en encontrar un método viable para optimizar la producción de hongos de alta calidad, con el fin de utilizarlos como bioinoculantes en sistemas de cultivo (Ijdo *et al.*, 2010).

El cultivo monoxénico (que contiene una especie que crece en presencia de otra especie) es ahora una realidad, lo cual, ofrece un aumento de la producción en masa de propágulos efectivos durante técnicas de carga convencionales. Este sistema de producción de aminocultivo aporta una producción potencialmente alta y económica con opciones atractivas para las fertilizaciones químicas, enfatizando así, su importancia y potencial en la agricultura sostenible. En efecto, los sistemas de cultivo monoxénicos de HMA son particularmente relevantes para las condiciones tropicales en las que los recuentos de HMA son bajos (Mujica y Medina, 2008).

Finalmente, la evaluación de la viabilidad y del potencial de germinación y colonización de las esporas producidas monoxénicamente es esencial y deseable para su uso como bioinóculo (Lima *et al.*, 2014). Además de las pruebas de germinación y colonización de esporas, el uso de cepas vitales ofrece una técnica sustitutiva para evaluar la factibilidad de estas. Así, sales de tetrazolio como 2,3,5-cloruro de tetrazolium de triphenilo (TTC) y 3-(4,5-dimetil-2-thiazolyl)-2,5-difenil-2H-bromuro de tetrazolium (MTT) (Jiang y Erwin, 1990) se han utilizado para evaluar la viabilidad de las esporas fúngicas.

HMA y prospección productiva de aguacate en Colombia

Avanzar tecnológicamente en el manejo de cultivos y generar estrategias sostenibles hace parte de las perspectivas y retos de la cadena del aguacate en Colombia, de acuerdo con Barreño (2014), en este sentido se podrían fortalecer investigaciones encaminadas a la bioprospección de HMA específicos para las diversas variedades de aguacate en las regiones colombianas, ya que hasta ahora es poco lo que se ha trabajado en esta temática.

El consumo global en el mercado agrícola presenta nuevas tendencias enmarcadas dentro de la agricultura sostenible, direccionadas a mejorar la calidad, el rendimiento y a reducir el uso de prácticas agrícolas tradicionales que consumen energía y contaminan el medioambiente (Montenegro y Hernández, 2015). En el año 2002 se publicó el libro *Aproximación al estado actual de la bioprospección*, el cual cuenta con el resultado de diversos trabajos de investigación orientados al estudio de las micorrizas (Melgarejo *et al.*, 2002). A pesar de esta iniciativa, el avance no ha sido relevante en el fortalecimiento de la agricultura colombiana. En lo que respecta al aguacate y su crecimiento productivo, es prioritario entrar en la dinámica de la demanda mundial con preferencia de alimentos más sanos y cuya producción sea amigable con el medioambiente, sin descuidar las condiciones de vida de los trabajadores rurales y la de sus familias (Fonseca, Muñoz y Cleves, 2011). Por lo tanto, las razones para iniciar prácticas que favorezcan el uso sustentable del suelo, incluyendo la relación simbiótica entre planta y HMA, se hacen cada vez más necesarias, ya que el aumento de productividad del aguacate en Colombia basada en prácticas agrícolas tradicionales podría desencadenar efectos negativos, tanto en las plantas como en los cultivadores, cuestión que ocurre actualmente en México (El financiero, 2016).

Una proyección sustentable podría basarse en la implementación productiva del aguacate basada en servicios ecosistémicos de regulación, sustentada en el mantenimiento del suelo como parte de uno de los servicios de los ecosistemas, que comúnmente son visibles solamente cuando los daños implican pérdidas difíciles de recuperar (Corredor, Fonseca y Páez, 2012; FAO, 2017).

Las micorrizas como herramienta para una agricultura sostenible

En la agricultura es necesario adoptar prácticas sustentables como la agricultura orgánica, en la que los hongos formadores de micorrizas están siendo considerados

como una herramienta de gran potencial (Moreira *et al.*, 2006). El alto costo de insumos agrícolas, sumado a la creciente demanda de tecnologías menos agresivas para el ambiente, han incidido en la búsqueda de un manejo ecológico de los HMA como una práctica que permita el desarrollo de sistemas agrícolas más eficientes (Melo *et al.*, 2010).

Su utilización puede darse a través del trabajo con especies nativas que, luego de determinarse su asociación con una especie vegetal de interés, pueden ser estimuladas para potenciar su crecimiento (Klironomos, 2003). Ahora, para obtener esporas de HMA, se pueden emplear cultivos trampa usando una combinación de suelo rizosférico y piezas de raíces, los cuales son usados para crecer plantas hospederas (Molina *et al.*, 2006). De esta manera, se consiguen esporas más saludables y fácilmente identificables, ya que las que se obtienen en campo pueden estar parasitadas o disponibles en menor cantidad (Lopes, *et al.*, 2009).

Otra opción de uso agrícola de los HMA es inocular a las raíces de las plantas los hongos previamente seleccionados, a los cuales se les conoce por su manejo en prácticas agronómicas empleadas con anterioridad (Alarcón y Ferrera-Cerrato, 2000). No obstante, puede darse una competencia con hongos micorrízicos nativos, los cuales, pueden alterar su actividad microbiológica y llegar a reducir su eficiencia (Barrera, 2009).

Ruiz *et al.* (2011) hablan de la importancia de la selección y del manejo de los inóculos desde la fase de vivero para que las plántulas *in vitro* sean lo suficientemente fuertes y, posteriormente, se pueda mejorar la supervivencia, la calidad y el crecimiento de las plantas en campo. Esta efectividad de inoculación puede conocerse a través de la cuantificación del porcentaje de colonización del hongo en la raíz y por la determinación de las características morfológicas del mismo (Habte y Osorio, 2001).

Para Quintero y Pérez (2006), un verdadero uso sostenible del suelo para cultivos en Colombia debe enfocarse en el uso de las micorrizas arbusculares articuladas con el conocimiento sobre las unidades de manejo ambiental. Es decir, acordes con la tasa de extracción, la capacidad de uso, el acervo cultural de las comunidades locales y la capacidad de autorrecuperación de los ecosistemas.

De igual forma, las poblaciones campesinas e indígenas pueden emplear tecnologías de producción que involucren el aprovechamiento del recurso por medio del uso de las micorrizas nativas como bioinsumos. Esto permite a las comunidades mantener las condiciones naturales propias de los ecosistemas, así como mejorar la calidad nutricional de pasturas y especies de importancia alimenticia de la región

(Monroy, 2004). Más específicamente, Acosta *et al.* (2008) señalan la necesidad de plantear estrategias para sistemas productivos sostenibles, en las que se fusione la economía de mercado y el manejo ambiental convencional con la economía y el manejo ambiental de indígenas, en lo que el autor denomina un “diálogo intercultural”. Por otra parte, Garzón (2016) afirma que:

Las comunidades locales a través del conocimiento tradicional pueden aportar para la generación de nuevas formas de saber sobre sistemas productivos, ya que históricamente han podido transformar y mantener el entorno natural (García y Acosta, 2009). Asimismo, se puede dirigir a nuevas formas de desarrollo, enfocado a actividades productivas complementarias a las prácticas económicas tradicionales, con la implementación de tecnologías orgánicas como las micorrizas (Weigel, 2001). Esto permite un diálogo de saberes que puede constituirse en un mecanismo “acelerador de oportunidades y capacidades dentro de una estrategia de desarrollo sostenible” (Gainza, Acosta y Bernal, 2008, p. 4). (p. 228)

Capítulo 2.

Uso y manejo de *Trichoderma spp.* como alternativa para promoción del crecimiento vegetal en cultivos de aguacate

Capítulo 2. Uso y manejo de *Trichoderma spp.* como alternativa para promoción del crecimiento vegetal en cultivos de aguacate

El aguacate es considerado una de las frutas más importantes para el consumo humano debido a su alto contenido nutricional; este se ha convertido en una alternativa para la explotación agrícola por la gran demanda que ofrece en los mercados internacionales, lo cual ha cobrado un gran interés en países que presentan zonas climáticas adecuadas para su producción. La gran demanda, tanto nacional como internacional, ha ocasionado que los grandes productores mejoren los métodos de siembra, con el fin de garantizar que los cultivos estén libres de enfermedades, lo cual es un factor limitante en el desarrollo de la planta y del fruto. Para mejorar la producción de los cultivos de aguacate y para la protección contra patógenos, actualmente se aplica *Trichoderma spp.*, un hongo que ha sido ampliamente utilizado como agente de control biológico en la industria y que, recientemente, se ha estudiado su cualidad como bioestimulante en la agricultura. Lo anterior se debe a que algunas especies de este género son capaces de producir fitohormonas que estimulan el incremento de la biomasa y la cantidad de cosecha generada. En la actualidad, dada la importancia económica de las especies de *Trichoderma spp.*, ha aumentado el interés por descubrir nuevas especies en diferentes hábitats. Sin embargo, en el departamento de Sucre no se han realizados estudios previos que utilicen cepas nativas de *Trichoderma spp.* como alternativa biológica para el control de enfermedades y la promoción del crecimiento vegetal en plantas de aguacate.

Trichoderma spp.

Es un género de hongos filamentosos de distribución cosmopolita, que se caracteriza por habitar en suelos y madera en descomposición. La presencia de las especies de *Trichoderma* está modulada por las condiciones climáticas de la zona, la disponibilidad de sustrato y de las interacciones ecológicas (Hoyos-Carvajal y Bissett, 2011). Dichas especies son componentes dominantes del suelo, lo que sugiere que la supervivencia en diferentes hábitats está relacionada con la actividad metabólica y sus capacidades competitivas contra otros microorganismos (Lopes *et al.*, 2012; Morán-Díez *et al.*, 2015).

De igual forma, *Trichoderma spp.* tiene la capacidad de penetrar y colonizar la raíz, allí puede generar una resistencia localizada y sistémica contra patógenos de plantas. El primer paso de colonización comienza cuando las esporas del *Trichoderma spp.* entran en contacto con la raíz, en esta fase, es patógeno, por cual debe evadir el mecanismo de defensa del hospedero, esto lo hace mediante la liberación de proteínas ricas en cisteína de la familia ceratoplatanina (Vargas *et al.*, 2008). Posteriormente, el hospedero genera la respuesta mediante la producción de ácido salicílico y, simultáneamente, *Trichoderma spp.* libera proteínas con el fin de que lo reconozcan como nativo de su microbiota (Mendoza-Mendoza *et al.*, 2018). Una vez *Trichoderma spp.* ha colonizado las células de la raíz, tiene la capacidad de ejercer control biológico a partir de la producción de metabolitos secundarios, micoparasitismo y antibiosis (Saber *et al.*, 2017).

En los últimos años, *Trichoderma spp.* ha sido aplicado en cultivos de interés económico como el del tomate, el maíz y el arroz, entre otros. Así mismo, este hongo tiene la versatilidad de utilizar un amplio rango de biomasa vegetal, como celulosa, pectina, quitina y almidón, capaz de degradar hidrocarburos de petróleo e, incluso, plaguicidas (Guoweia *et al.*, 2011). Gracias a su potencial biocontrolador y promotor de crecimiento, es actualmente comercializado como biofertilizante y bioplaguicida, además, su inoculación en plantas permite la captación de macronutrientes y micronutrientes, favoreciendo el rendimiento de los cultivos y la calidad del suelo (Sandheep *et al.*, 2013).

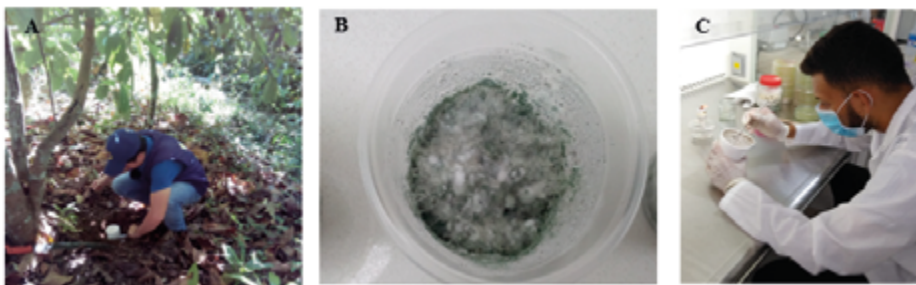
A su vez, el control con *Trichoderma spp.* puede utilizarse en diferentes ambientes en los que se produce un ataque a los patógenos. La selección del método de aplicación se hace teniendo en cuenta los patógenos que se pretenden controlar y el sitio de la planta donde se produce el ataque. El control se aplica a las semillas, al suelo, a la superficie aérea, así como a las flores, frutos y hojas. Sin embargo, en los productos

cosechados es mucho más difícil lograrlo efectivamente y, hasta la fecha, esta área es donde menor desarrollo se ha alcanzado (Olivera y Rodríguez, 2014). De hecho, el control biológico con *Trichoderma spp.* ha sido más exitoso en la rizósfera que en otros ambientes (Olivera y Rodríguez, 2014; Zin y Badaluddin, 2020). Infante *et al.* (2009) fueron los pioneros en abordar esta temática con la realización de uno de los trabajos más completos acerca de la función de los antibióticos producidos por hongos del género *Trichoderma* contra patógenos de las plantas. Así, relacionaron la actividad antibiótica de *Trichoderma spp.* con compuestos no volátiles, entre los que se encontraba uno identificado como *trichodermin* y otros metabolitos peptídicos.

Aislamiento de *Trichoderma spp.*

Para poder realizar con éxito el aislamiento de *Trichoderma spp.* se utilizan cultivos trampa con arroz precocido, las cuales pueden ser colocadas a una profundidad de 20 cm, cerca de la base del tallo del árbol de aguacate y cubiertas con residuos de material vegetal. Las trampas pueden durar nueve días con el fin de acelerar el proceso de colonización del hongo. Posteriormente, son llevadas al laboratorio para su procesamiento. Una vez que las muestras estén en el laboratorio, se toma una pequeña porción del cultivo trampa que presente una coloración verde (color característico de *Trichoderma spp.*) y se deposita en cajas de petri con medio PDA (Potato Dextrose Agar), estas son colocadas en incubadora a una temperatura de 30 °C para el crecimiento del hongo (Acurio y España, 2017) (Figura 6).

Figura 6
Procedimiento para la obtención de Trichoderma spp. en cultivos de aguacate



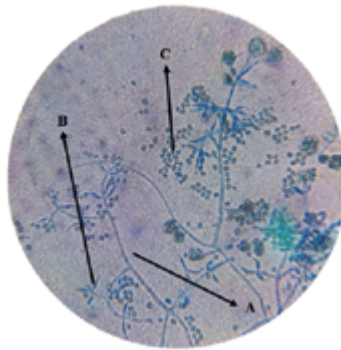
Nota: (A) Ubicación de cultivos trampa de arroz precocido para la captura de *Trichoderma spp.* (B) Colonización de *Trichoderma spp.* en cultivo trampa. (C) Aislamiento de *Trichoderma spp.* presente en el cultivo trampa de arroz precocido.

Adicionalmente, se puede realizar la recolecta de suelo del cultivo de aguacate mediante la ayuda de un barreno, para lo cual se toma una muestra de suelo y material vegetal, hasta 30 cm de profundidad, aproximadamente, descartando los primeros 5 cm. Posteriormente, la muestra es depositada en bolsas respectivamente rotuladas y transportadas al laboratorio para su análisis. Por otra parte, para realizar el aislamiento de *Trichoderma spp.* en las muestras de suelo, es necesario realizar diluciones seriadas que van desde 10^{-1} a 10^{-8} , esto con el fin de disminuir las unidades formadoras de colonias UFC/mL. A continuación, con la ayuda de una micropipeta se toma 1 μ L de cada dilución para ser inoculada y plaqueada en medio PDA. Una vez plaqueada, se procede a depositar las cajas de petri en una incubadora, a una temperatura óptima de 30 °C para el crecimiento y desarrollo del hongo (Acurio y España, 2017).

Identificación taxonómica de *Trichoderma spp.*

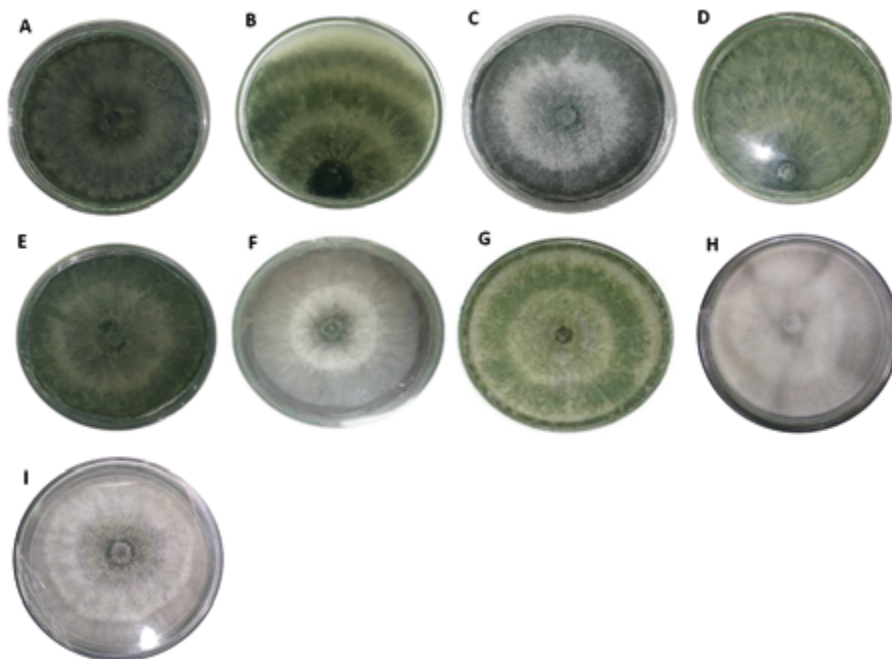
Cuando el hongo presenta un desarrollo óptimo de crecimiento se debe observar de manera detallada bajo un microscopio mediante la técnica de “cinta de papel”. Primero, se coloca una pequeña porción de la cinta sobre la colonia del cultivo puro de *Trichoderma spp.*, allí se debe frotar suavemente. Luego, se retira la cinta y se deposita en un portaobjeto. A continuación, se adiciona una gota de lactofenol para poder observar bajo el microscopio las estructuras, tales como conidióforos, conidios y fiálides de acuerdo con las claves taxonómicas propuestas por Barnett y Hunter (1972) (Figura 7 y 8).

Figura 7
Estructuras morfológicas de Trichoderma spp.



Nota: Observadas bajo microscopio óptico a 40X. (A) Conidióforos, (B) fiálides, (C) conidios.

Figura 8
Crecimiento en medio agar PDA de cepas de *Trichoderma* spp. aisladas de cultivos de aguacate, en lo municipios de Chalán y Ovejas



Nota: (A) Ovejas LIM1. (B) Ovejas LIM2. (C) Ovejas LIM3. (D) Ovejas LIM4. (E) Chalan LIM1. (F) Chalan LIM2. (G) Chalan LIM3. (H) Chalan LIM4. (I) Chalan LIM5.

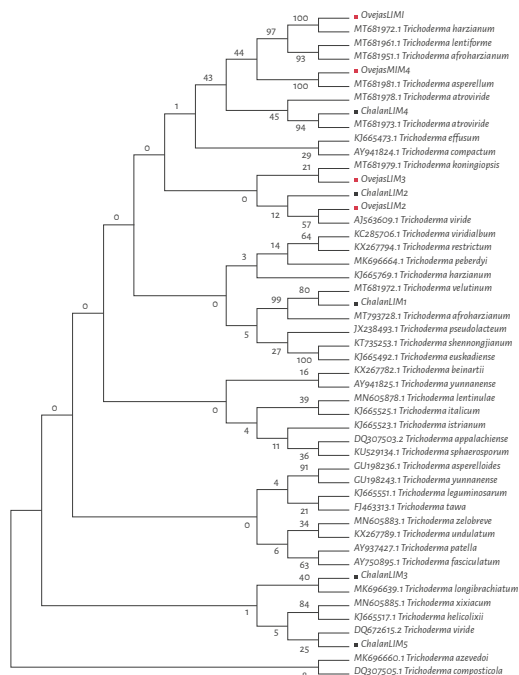
Fuente: LIM: (Laboratorio de Investigaciones Microbiológicas)

Identificación molecular de los aislados de *Trichoderma* spp.

Para la extracción del ADN genómico, se utilizó el kit comercial *DNeasy Plant Mini* (QIAGEN) siguiendo el protocolo del fabricante. Una vez que se extrajo el ADN, se visualizó en gel de agarosa al 1 %, adicionando 3 μ L de ADN y 2 μ L de colorante Orange. Posteriormente, se inocularon 4 μ L de cada muestra en el gel y se corrieron en una cámara de electroforesis horizontal a 100 voltios durante 50 minutos utilizando

una fuente de poder. La región del factor de elongación 1- α (*tef1*) fue amplificado utilizando los iniciadores EF1-728F 5'-CATCGAGAAGTTCGAGAAGG-3' Tef1R 5'-AACTTGCAGGCAATGTGG-3' (Maniscalco y Dorta, 2015). La mezcla de reacción de 50 μ L consistió en 3 μ L de ADN molde, 25 μ L de *PCR MasterMIX* (Thermo Fisher Scientific), 0,75 μ L de cada iniciador y 20 μ L de agua MQ H₂O. Las reacciones en cadena de la polimerasa (PCR) se llevaron a cabo en las condiciones descritas por Błaszczyk *et al.* (2011). Los productos amplificados fueron enviados para secuenciación a la empresa Macrogen Corea. Las secuencias obtenidas fueron comparadas con las almacenadas en NCBI. Se utilizó el programa *MEGA X* para el limpiar las secuencias y poder realizar la inferencia mediante el método *Neighbor-Joining* basado en el modelo Kimura de dos parámetros con prueba *bootstrap* 1 000 réplicas (Harrington *et al.*, 2000) (Figura 9).

Figura 9
Dendograma basado en el método de Neighbor-Joining



Nota: Dendograma basado en el método de Neighbor-Joining a partir de las secuencias del gen *tef1* de especies de *Trichoderma* aisladas de cultivos de aguacate de municipio de Chalán y Ovejas.

Fuente:

Trichoderma spp. como promotor del crecimiento vegetal

La aplicación de bioproductos comerciales a partir de *Trichoderma spp.* se ha convertido en una alternativa para mejorar el rendimiento de los cultivos. *Trichoderma spp.* estimula el crecimiento de la planta a partir de la producción de sideróforos y de la solubilización de fosfatos (Qi y Zhao, 2013). Una vez que se activen estos mecanismos, la planta puede aprovechar de mejor manera los minerales presentes en el suelo. Estudios han demostrado que las especies de *Trichoderma harzianum*, *T. lignorum* y *T. koningi* son los más utilizados por los agricultores, ya que estos han registrado un buen rendimiento en los cultivos y, además, estimulan a la planta mediante la síntesis de fitohormonas, la solubilización de fosfatos y la producción de sideróforos (Stewart y Hill, 2014). Estudios recientes realizados por Herrera-Parra *et al.* (2017) determinaron que *T. atroviride* y *T. harzianum* aumentaron la longitud de la planta y el peso fresco de las raíces de tomate, en comparación con el testigo (sin aplicación). Posteriormente, Peccatti *et al.* (2019) demostraron que la cepa *Trichoderma asperelloide* generó un buen crecimiento de la planta *Maytenus ilicifolia*, observándose un aumento en la altura del tallo, el número de hojas y en un mayor diámetro en el tallo. Así mismo, es propuesta como alternativa para sustituir los agroquímicos.

Gran parte de las investigaciones que actualmente se están realizando se enfocan en utilizar organismos nativos de una determinada región o localidad, con el objetivo de observar cómo estos interactúan con su hospedero y cómo favorecen al desarrollo de cultivos de interés agrícola. Pero infortunadamente, muchos cultivos están siendo afectados por patógenos que limitan su producción, lo que conlleva a que el ingreso económico por la venta de las cosechas sea muy bajo, o que esa ganancia sea reinvertida para la compra de agroquímicos para el control de las enfermedades fitopatógenas.

En cuanto al *T. harzianum*, su aplicación a los cultivos se ha convertido en una alternativa sustentable que ha permitido una disminución en la compra de fertilizantes de síntesis química. Por ejemplo, en una investigación realizada por Carillo *et al.* (2020) se aplicó una combinación de *T. harzianum* + biopolímeros + 6-pentil- α -pirona (pirona) a plántulas de tomate en invernadero. El resultado de esta mezcla aumentó el rendimiento comercial en un 40 % en comparación a las plántulas de tomate sin tratar. Esto se tradujo en un mayor número de frutos y en el aumento del peso promedio de estos comparado con el control. Una de las posibles causas de este aumento, se debe a que *T. harzianum* protege a la planta mediante la producción de metabolitos secundarios volátiles, producción de enzimas y

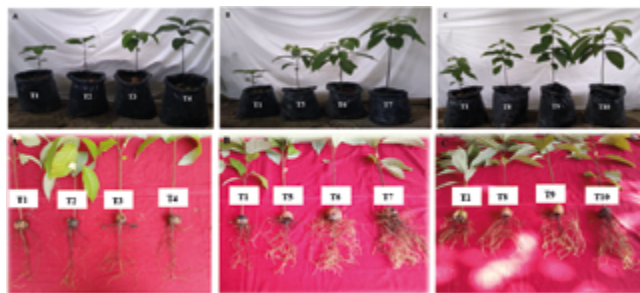
sideróforos que tienen la capacidad de limitar el crecimiento del patógeno. Así mismo, al estimular el crecimiento de las raíces, la planta tiene una mayor capacidad de exploración de suelo, absorción de nutrientes y de minerales.

Bader *et al.* (2020) demostraron que bajo condiciones de invernadero, la inoculación de cepas de *Trichoderma gamsii*, *T. harzianum* y *T. brevicompactum* en plántulas de tomate aumentaron el crecimiento de las plantas, el área foliar, la longitud del tallo, el peso seco de las partes aéreas, la longitud y el peso seco de las raíces, así como una mayor proliferación de raíces laterales en comparación con las plantas controles. Adicionalmente, estas especies mostraron un fuerte control biológico contra el fitopatógeno *F. oxysporum*, así como una elevada producción de ácido indolacético.

La utilidad de diferentes especies de *Trichoderma* nativas de suelo puede ser bioaumentada mediante la utilización de arroz precocido o de harina para luego ser aplicadas en los cultivos. Esto se ha convertido en una estrategia para evitar el uso excesivo de agroquímicos o la compra certificada de cepas de *Trichoderma* en casas comerciales.

En la Figura 10, se puede observar el efecto de la aplicación de diferentes concentraciones de *Trichoderma* comercial, *T. harzianum* (OvejasLIM1) y de *T. viride* (ChalanLIM5) en plántulas y raíces de aguacate cv. Lorena, en comparación con un testigo sin aplicación.

Figura 10
Trichoderma comercial, *T. harzianum* (OvejasLIM1) y de *T. viride* (ChalanLIM5)



Nota: **(A)** Aplicación de las diferentes concentraciones de *Trichoderma* comercial en plántulas de aguacate cv. Lorena. **T1:** control, **T2:** *Trichoderma* comercial en concentración 1x10⁷ esporas/mL, **T3:** *Trichoderma* comercial en concentración 1x10⁸ esporas/mL, **T4:** *Trichoderma* comercial en concentración 1x10⁹ esporas/mL. **(B)** Aplicación de las diferentes concentraciones *Trichoderma harzianum* (OvejasLIM1) en plántulas de aguacate cv. Lorena. **T5:** *T. harzianum* 1x10⁷ esporas/mL, **T6:** *T. harzianum* 1x10⁸ esporas/mL, **T7:** *T. harzianum* 1x10⁹ esporas/mL. **(C)** Aplicación de las diferentes concentraciones *Trichoderma viride* (ChalanLIM5) en plántulas de aguacate cv. Lorena. **T8:** *T. viride* 1x10⁷ esporas/mL, **T9:** *T. viride* 1x10⁸ esporas/mL, **T10:** *T. viride* 1x10⁹ esporas/mL.

Promoción de crecimiento vegetal *in vitro* de *Trichoderma spp.*

Para generar un mejor rendimiento y producción de los cultivos, se hace necesaria la aplicación de ciertos fertilizantes químicos que tengan la capacidad de estimular el desarrollo y crecimiento de la planta. Sin embargo, el empleo de estos fertilizantes ha traído como consecuencia el deterioro del suelo, la contaminación de cuerpos de agua y la eutrofización. Dicha utilización ha llevado a la comunidad científica a promover una alternativa para sustituir la aplicación de químicos.

Por ejemplo, los sideróforos son compuestos de bajo peso molecular, los cuales pueden ser producidos por hongos y bacterias cuando hay deficiencia de hierro en el suelo (Clark, 2004; Gosh *et al.*, 2020a). Estos presentan un peso menor a los 1 000 daltones que son liberados al medio extracelular y al unirse al ion férrico insoluble (Fe^{3+}). Una vez que se da la unión el complejo sideróforos- Fe^{3+} , este es reconocido por las proteínas de la membrana permitiendo la entrada hacia el citosol. El Fe^{3+} se convierte en ion ferroso (Fe^{2+}), el cual es soluble para las plantas (Gosh, Bera, y Chakrabarty, 2020a). La producción de sideróforos es uno del mecanismo que induce la promoción de crecimiento vegetal y la defensa contra patógenos (Ghosh, Banerjee, y Sengupta, 2017b).

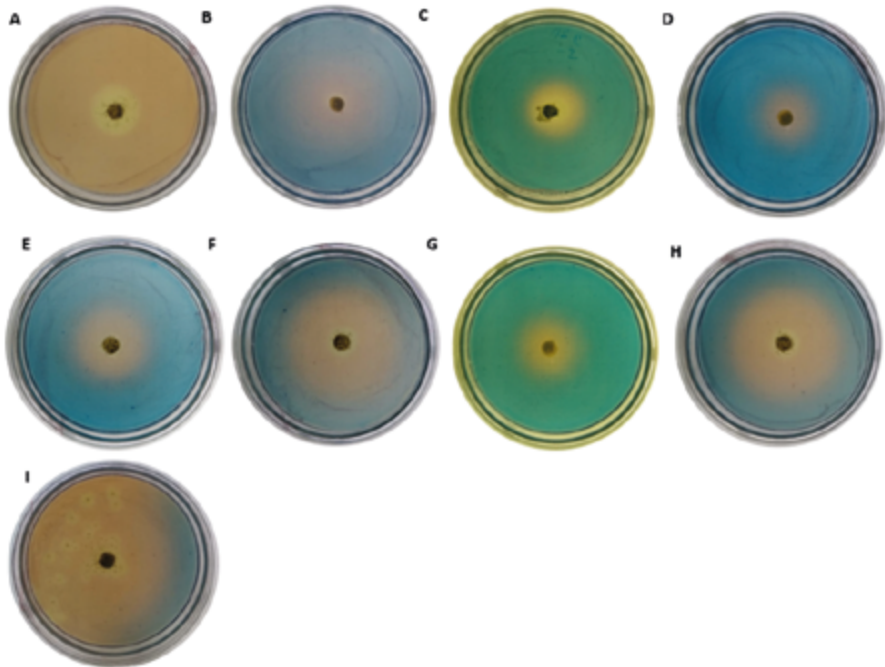
En un estudio realizado por Qi y Zhao (2013) se determinó que *T. asperellum* promovió el crecimiento de plantas de pepino y mejoró las condiciones de estas en ambientes de estrés salino. Así mismo, la producción de sideróforos permitió que las plantas mostraran signos de recuperación frente a los efectos de la salinidad y la deficiencia de hierro disponible.

Zhang, Gan, y Xu (2016) plantearon que la aplicación de *T. longibrachiatum* produjo un buen crecimiento en plántulas de maíz, las cuales se encontraban en estrés salino. Adicional a esto, la aplicación de dicha cepa generó un aumento de agua en raíces y hojas, y disminuyó el estrés de la planta, posiblemente atribuido a la producción de sideróforos.

La producción de sideróforos en especies de *Trichoderma spp.* cumple la función de atrapar el hierro para evitar la activación de las enzimas del patógeno y no causar daño en el interior de la planta. Además, Mukherjee *et al.* (2018) plantearon que la ferricrocina es uno de los tipos de sideróforos producida por *T. virens*, lo cual juega un papel crucial en la homeostasis del hierro en hongos filamentosos. Esta especie está implicada en el crecimiento y en la inducción sistémica inducida (ISR) en plantas de maíz.

El medio de cultivo Chrome Azurol Blue (CAS) es el método más utilizado para determinar si la especie tiene la capacidad de producir sideróforos. Este se caracteriza porque el hierro se encuentra formando un complejo estable con CAS y el HDTMA (Bromuro Hexadeciltrimetil Amonio), siendo este complejo el responsable del color azul del medio, cuando un quelador fuerte se produce, en este caso los sideróforos capturan el hierro del complejo, este pierde su color azul y el medio se torna naranja o transparente, este cambio de color es usado como indicador de respuesta en los microorganismos productores de sideróforos (Mahmoud y Abd-Alla, 2001). El aislamiento y la aplicación de cepas *Trichoderma spp.* con esta capacidad pueden mejorar la asimilación de hierro en las plantas, debido a que los sideróforos son responsables de la disolución, quelación y el transporte de hierro (Figura 11).

Figura 11
Producción de sideróforos in vitro de cepas nativas de *Trichoderma spp.*



Nota: **(A)** OvejasLIM1 **(B)** OvejasLIM2 **(C)** OvejasLIM3 **(D)** OvejasLIM4 **(E)** ChalanLIM1 **(F)** ChalanLIM2 **(G)** ChalanLIM3 **(H)** ChalanLIM4 **(I)** ChalanLIM5

Por otra parte, la solubilización de fosfatos realizada por microorganismos es considerada uno de los beneficios más importantes, los cuales, son utilizados como biofertilizante en cultivos. Diversos estudios han demostrado la aplicación de hongos *Trichoderma sp.* para solubilizar fosfatos, inclusive en zonas contaminadas con metales pesados (López-Bucio *et al.*, 2015; Rawat y Tewari, 2011). Li *et al.* (2015) demostraron que la especie *T. harzianum* aplicada en plantas de tomate en condiciones hidropónicas mejoró, de manera significativa, la absorción de biomasa y de nutrientes cuando estas crecían en un suelo carente de nutrientes. De manera que la cepa pudo solubilizar moléculas poco solubles como el fitato por medio de la liberación de ácidos orgánicos, tales como el ácido cítrico, el láctico y el succínico, los cuales fueron detectados mediante HPLC. Saravanakumar *et al.* (2013) demostraron que los *Trichoderma spp.* aislados de *Avicennia marina* solubilizaron fosfato *in vitro* utilizando el medio líquido NBRIP, el cual contiene fosfato tricálcico $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$ como fosfato insoluble. En dicho estudio quedó demostrado que la solubilización de fosfato por parte de *Trichoderma spp.* puede utilizarse para mejorar la productividad en suelos agrícolas y ayudar al crecimiento de los manglares.

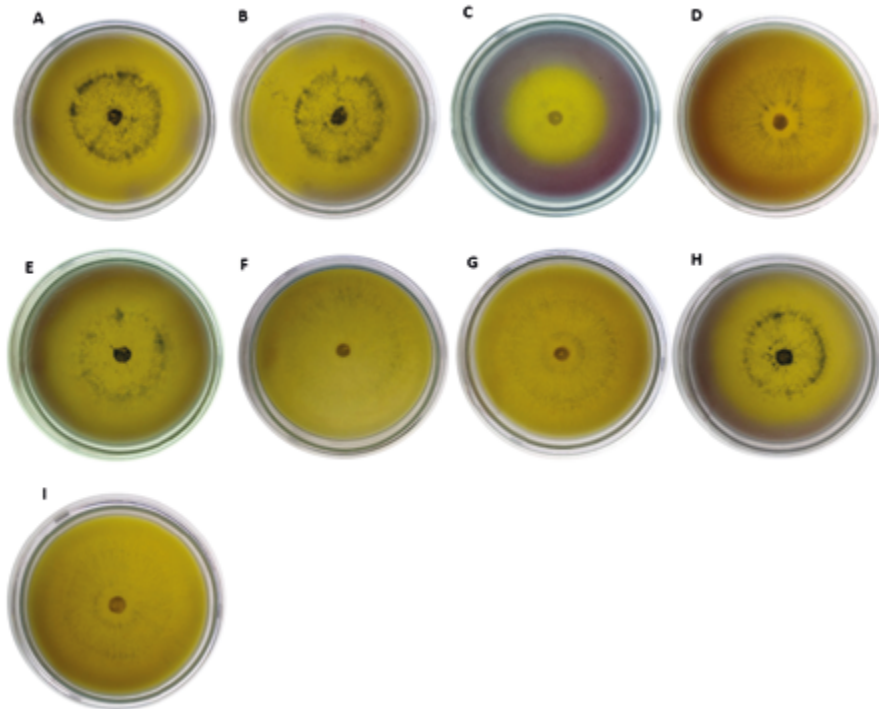
En una investigación llevada a cabo por Zanoni do Prado *et al.* (2019) determinaron que *T. atroviride* tuvo la capacidad de producir fitasas mediante la fermentación en estado sólido y, así mismo, producir lignina. Esto indica que la inoculación de *T. atroviride* puede estimular el crecimiento de la planta mediante la producción de lignina y solubilización de fosfato. En adición, los aportes de Tandon *et al.* (2019) demostraron que la especie *T. koningiopsis*, presente bajo condiciones abióticas, utiliza diferentes mecanismos para solubilizar fosfatos a nivel *in vitro*. Cuando el medio estaba en condiciones alcalinas produjo ácidos orgánicos, mientras que en condiciones de sequía acumuló polifosfato en el micelio, debido a las condiciones limitantes de P. Posterior a eso, produjo fosfatasas que permiten disponer de dicho compuesto almacenado en el micelio. Así mismo, *Trichoderma spp.* tiene la capacidad de acidificar el ambiente en el que se encuentra, a causa de la liberación de ácidos orgánicos como el ácido cítrico y el glucánico. La producción de estos ácidos resulta del metabolismo de azúcares como la glucosa y otras fuentes de carbono que permiten la absorción de nutrientes y minerales (Benítez *et al.*, 2004).

Busato *et al.* (2020) determinaron que al aplicar la combinación de *T. asperellum* y *T. virens* en vermicompost se aumentó el contenido de P soluble mediante la liberación de ácido cítrico en comparación con el testigo no inoculado. Estos resultados demuestran que al combinar las dos especies de *Trichoderma* en el compostaje, esto

favorece que las plantas puedan absorber fósforo soluble y mejorar la producción de los cultivos o suelos deficientes de P.

El medio SRS propuesto por Sundara y Sinha (1963), se caracteriza por presentar fósforo de calcio tribásico inorgánico ($\text{Ca}_3\text{P}_2\text{O}_8$), el cual se puede encontrar en el suelo y no puede ser captado por la planta. Sin embargo, las especies de *Trichoderma spp.* pueden transformar dicho compuesto a formas que sean asimilables para la planta por medio de la liberación de enzimas como fosfatasa y ácidos orgánicos. El cambio de color de púrpura a amarillo en el medio es considerado positivo para la solubilización de fósforo (Figura 12).

Figura 12
Solubilización de fósforo in vitro de cepas nativas de Trichoderma spp.



Nota: (A) OvejasLIM1 (B) OvejasLIM2 (C) OvejasLIM3 (D) OvejasLIM4 (E) ChalanLIM1 (F) ChalanLIM2 (G) ChalanLIM3 (H) ChalanLIM4 (I) ChalanLIM5.

Fuente: propia autores

Gran parte de las investigaciones se enfocan en utilizar organismos nativos de una determinada región o localidad con el objetivo de observar cómo estos interactúan con su hospedero y cómo favorecen a su crecimiento. En cuanto a los Montes de María, se caracteriza por ser una zona rica en diversidad de cultivos como yuca, ñame, plátano y, principalmente, aguacate. Pero, infortunadamente, estos cultivos están siendo afectados por patógenos que actualmente limitan su producción, lo que implica que el ingreso económico de los productores sea muy bajo, o que esa ganancia sea invertida para la compra de agroquímicos con el fin de combatir las enfermedades.

Este estudio pretende dar a conocer la utilidad de diferentes especies de *Trichoderma* que pueden ser bioaumentadas a bajo costo por medio del uso del arroz precocido o de la harina para, luego, ser aplicadas en los cultivos de esta subregión, con el fin de mejorar su rendimiento y controlar las enfermedades endémicas en los municipios de Chalán y Ovejas.

A background image of a sunset over a body of water. The sun is low on the horizon, creating a bright glow and reflecting on the water's surface. The sky is filled with soft, blue and orange clouds. The water in the foreground shows gentle ripples.

Capítulo 3.

**Control biológico
de nematodos fitoparásitos
a base del hongo
*Paecilomyces lilacinus***

Capítulo 3. Control biológico de nematodos fitoparásitos a base del hongo *Paecilomyces lilacinus*

En los últimos años han tomado fuerza los métodos biológicos, para ello, se introducen deliberadamente organismos que son enemigos naturales de los nematodos, logrando así controlar y reducir sus poblaciones a niveles que no tengan un efecto económico adverso. Estos organismos son conocidos como agentes de control biológico y abarcan una gran variedad organismos que pueden ser hongos, virus, insectos, bacterias e, incluso, nematodos (Rodríguez, 2001). Los hongos nematófagos son microorganismos que tienen la capacidad de atacar, matar y digerir diferentes estadios de nematodos. Además, varios de estos hongos logran sobrevivir de manera saprofítica en la materia orgánica del suelo. Dichos hongos están divididos en cuatro grupos dependiendo del modo en el cual infecta a los nematodos: atrapadores de nematodos, endoparásitos, hipomicetes y productores de toxinas. Actualmente, se siguen desarrollando técnicas de producción y aplicación de estos organismos benéficos como formas de control más eficientes, económicas y sustentables (Naranjo, 2008). Una de las alternativas principales es el hongo *Paecilomyces lilacinus*; un eficiente controlador de nematodos.

En efecto, *Paecilomyces lilacinus* es un hongo del suelo con potencial para el control biológico de nematodos parasíticos de plantas; es decir, este organismo parasita huevos y hembras de nematodos. Además, se reporta que el hongo tiene la capacidad de producir enzimas quitinolíticas que pueden destruir la pared de los huevos y

la cutícula de nematodos juveniles. Por otra parte, ha demostrado que posee la capacidad de regular las poblaciones a niveles no dañinos en cultivos de interés comercial. En algunos casos, ha servido como estimulador de desarrollo de las plantas. Así, como el costo del control químico de los nematodos es elevado, tiene efectos adversos al ambiente y facilita, rápidamente, las reinfestaciones, *Paecilomyces lilacinus* hace parte de las alternativas de control económicas y ambientalmente sostenibles que se buscan en la actualidad.

Por este motivo, el objetivo de este capítulo es capacitar a los productores de aguacate de los Montes de María acerca del manejo de nematodos fitoparásitos con el biocontrolador *P. lilacinus*, logrando así, controlar y reducir las poblaciones de la plaga a niveles que no conlleven a un efecto económico y ambientalmente adverso.

La agricultura actual demanda la reducción de plaguicidas químicos y la introducción de sistemas sostenibles con el uso de agentes de manejo biológico. De manera que la alternativa de usar hongos para el control de nematodos fitoparásitos puede ser una opción biológica muy importante en la actualidad, lo cual, es posible si se logra investigar y fomentar la utilización de hongos que pueden estar en el suelo o que puedan reproducirse en laboratorios para uso comercial. Por lo tanto, es necesario, dentro del marco de la agricultura sostenible, fomentar la sustitución de nematicidas químicos por nematicidas biológicos, utilizando hongos dentro de un programa de manejo integrado de cultivos agrícolas (Elahi *et al.*, 2019; Naccarato *et al.*, 2020; Saravanan *et al.*, 2022a).

Los cultivos de aguacate requieren un periodo de crecimiento en vivero previo al trasplante a campo abierto, siendo esta fase determinante en la calidad de plantas que serán entregadas al productor (Sotomayor *et al.*, 2019a). La necesidad de obtener plántulas de buena calidad y reducir el uso de productos agroquímicos como fertilizantes y plaguicidas por su toxicidad y elevados costos, ha promovido a la investigación, el desarrollo y el uso de microorganismos benéficos en la agricultura (Alvarado, 2017). Estudios previos en varias especies de interés comercial determinaron que la aplicación de microorganismos puede mejorar el porcentaje de sobrevivencia y la calidad de plantas, aportándoles mayor vigor (peso de raíz y calibre de tallo), por lo cual, mejora la tasa de crecimiento y, además, puede reducir costos en la fertilización (Salamanca y Cano 2005; Camargo y Ávila 2014; Sotomayor *et al.*, 2019b)

El cultivo de aguacate en Colombia se desarrolla desde el nivel del mar hasta los 2 500 metros de altura, distribuido en 18 departamentos, donde su producción es

destinada, principalmente, al mercado local (Bernal y Díaz, 2008; Ríos-Castaño y Tafur-Reyes, 2003). En cuanto a Los Montes de María, esta región es el principal productor de aguacate en el Caribe Colombiano y su producción agrícola está concentrada en sistemas agroforestales, predominando con la asociación aguacate, cacao y ñame. También, prevalecen árboles de aguacates altos (>15 m) y viejos distribuidos aleatoriamente (Bernal, 2015; Yabrudy, 2012)

El aumento rápido del área sembrada plantea grandes retos tecnológicos para garantizar la sostenibilidad de las plantaciones. El cultivo del aguacate presenta un número importante de problemas fitosanitarios, dentro de los cuales se destacan, por su relevancia, las enfermedades de la raíz. Sin embargo, las raíces y el sistema vascular de los árboles son afectados por diversos microorganismos que causan síntomas similares, lo que dificulta su diagnóstico y un correcto manejo. El patógeno más limitante del cultivo se ha reportado al oomycete *Phytophthora cinnamomi* Rands, el cual puede causar pérdidas hasta del 90 % (Ciro *et al.*, 2006; Tamayo, 2007; Pérez-Jiménez, 2008).

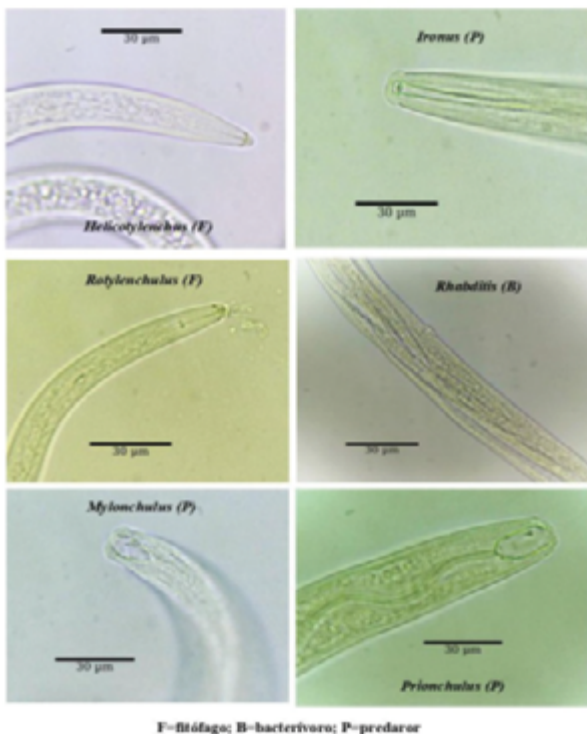
En Colombia, se han reportado asociados al complejo de la marchitez los organismos *P. cinnamomi*, *Verticillium* sp., *Armillaria mellea*, *Cylindrocladium* sp., *Rosellinia* sp., *Fusarium* sp., *Rhizoctonia* sp., así como los nematodos *Helicotylenchus* sp., *Rotylenchulus* sp. y *Pratylenchus* sp. (Tamayo, 2007; Ciro *et al.*, 2006).

Los hongos nematófagos son microorganismos con la capacidad de atacar, matar y digerir nematodos (adultos, juveniles y huevos). Aparte de su habilidad nematófaga, muchos de estos hongos pueden también vivir saprofiticamente en la materia orgánica, atacar a otros hongos (micoparásitos) y colonizar como endófitos en raíces de plantas. Hay más de 300 especies de hongos nematófagos descritos que han sido encontrados por todo el mundo, incluyendo las regiones polares (De Freitas Soares *et al.*, 2018; Ferraz *et al.*, 2019; Ocampo-Gutiérrez *et al.*, 2021).

Los nematodos de la raíz son agentes, ya identificados por los agricultores, causantes de enfermedades, en efecto, cada año, estos gusanos microscópicos conllevan a pérdidas considerables. Para ello, los bioplaguicidas a base de hongos filamentosos pueden desempeñar un buen control de esta plaga, utilizando diferentes vías de acción (Hamza *et al.*, 2017) y reduciendo significativamente los daños. En cuanto a la producción, importación, comercialización y aplicación de productos de origen biológico en Colombia, el ente regulador es el Instituto Colombiano Agropecuario (ICA) y a través de la resolución 375 del 27 de febrero de 2004 estableció las normativas para el registro y control de bioinsumos y extractos vegetales de uso

agrícola en el país (ICA, 2004). Por otra parte, un agente microbial antagonista de hongos fitopatógenos y nematicida de uso agrícola es el Safersoil Wp, con registro de venta ICA 9134, el cual es un producto con base de los hongos *Trichoderma sp* y *Paecilomyces sp.* ideales para el control de hongos y nematodos fitoparásitos.

Figura 13
Nematodos fitoparásitos encontrados en Montes de María



Fuente: Chamorro, (2021). Fuente: propia autor

En la zona de los Montes de María, se ha identificado la presencia de nematodos fitoparásitos en los cultivos de aguacate (Figura 13), puesto que algunos agricultores llevan un manejo integrado de plagas, como alternativa del control biológico. A raíz de esto, es necesario desarrollar políticas orientadas a restringir el uso de

pesticidas agroquímicos, ya que podrían causar la reducción del área cultivada y su rendimiento (Ramírez *et al.*, 2019). Una gran alternativa es el desarrollo y la aplicación de agentes de control biológico de plagas como recurso de la agricultura sostenible para esta zona, lo cual, permita preservar los recursos naturales y el medioambiente para las futuras generaciones (Valbuena *et al.*, 2021).

Si se regulan los nematodos con formulaciones a base de *P. lilacinus*, se necesitan menos aplicaciones, pues se conserva y se restablece el balance natural del ecosistema. *P. lilacinus* y *Pochonia chlamydosporia* son hongos nematófagos y se ha comprobado su efectividad contra *Meloidogyne spp.*, (Fernández-Santillán *et al.*, 2016), ya que estos hongos tienen la capacidad de infectar y destruir los huevos de los nematodos.

La mayoría de los hongos que tienen este modo de acción son saprofitos y pueden invadir secundariamente a los huevos ya muertos. Así mismo, *P. lilacinus* y *P. chlamydosporia* son, probablemente, los parásitos de huevos más eficaces. *P. lilacinus* ha demostrado que controla con éxito los nematodos de la raíz, mientras *M. javanica* y *M. incognita* se presentan en los cultivos de tomate, berenjena y otros hortalizas (Nesha y Siddiqui, 2017; Bennett y Shah, 2022).

Paecilomyces lilacinus

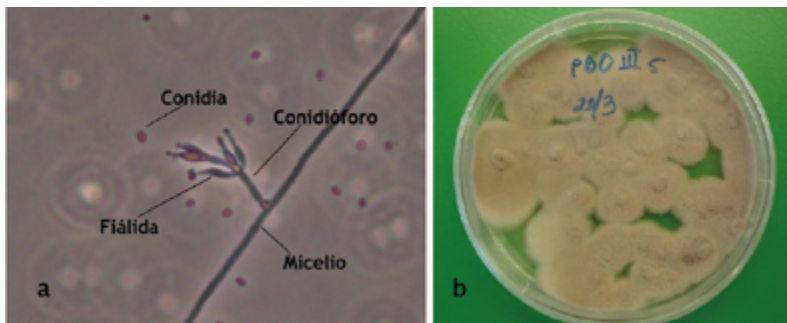
Caracterización general

P. lilacinus es un hongo presente en la mayoría de los suelos, presentándose con mayor concentración en sitios subtropicales y tropicales. Este organismo pertenece a la división *Ascomycota*, clase *Sordariomycete* y familia *Ophiocordycipitaceae*. Clasificaciones actuales de este hongo hifomiceto lo catalogan dentro la sección de las *Isarioidea*. Los hongos de este grupo se caracterizan por tener conidióforos complejos y el hábito de parasitar insectos y otros organismos, de manera que se asocia a este grupo ya que no se lo ha encontrado en un perfecto estado. A partir de esta nueva organización taxonómica, el nuevo nombre científico de este hongo es *P. lilacinum*, sin embargo, su nombre original sigue siendo comúnmente utilizado (Luangsa-ard *et al.*, 2011; Moreno-Gaviria *et al.*, 2020).

Por otra parte, este organismo es normalmente saprófito y produce un espeso micelio de donde se forman los conidióforos que producen las conidias. La producción de

conidióforos, y por ende la concentración final de conidias, puede verse afectada o estimulada dependiendo de la cantidad de humedad y la disponibilidad de nutrientes. Sus hifas normalmente poseen una textura lisa y presentan un espesor entre 3 y 5 μm . A partir de estas estructuras se levantan conidióforos que pueden llegar a tener hasta 650 μm , los cuales producen conidias con carácter fusiforme (Oborník *et al.*, 2001; Moreno-Gaviria *et al.*, 2020; Homthong *et al.*, 2016; Van den Brule *et al.*, 2020) (Figura 14).

Figura 14
Morfología general del hongo P. lilacinus



Nota: **A)** Estructuras principales. **B)** Crecimiento de en medio PDA.

Fuente: <https://funica.org.ni>

El crecimiento y desarrollo del hongo es posible en temperaturas de entre 8 a 38 °C, teniendo un crecimiento óptimo entre 26 y 30 °C (Tigano y Inglis, 2006). Este organismo es reconocido por ser un eficiente controlador biológico que parasita varios nematodos que son plagas de distintos cultivos, entre estos destacan los género:s *Meloidogyne*, *Radopholus*, *Pratylenchus*, *Heterodera*. y *Globodeera*. Aunque este hongo es más agresivo contra huevos de nematodos también se ha visto que parasita a nematodos móviles y a hembras sedentarias. Por esta razón, este hongo está siendo producido comercialmente como un agente de control de plagas (Tigano y Inglis, 2006).

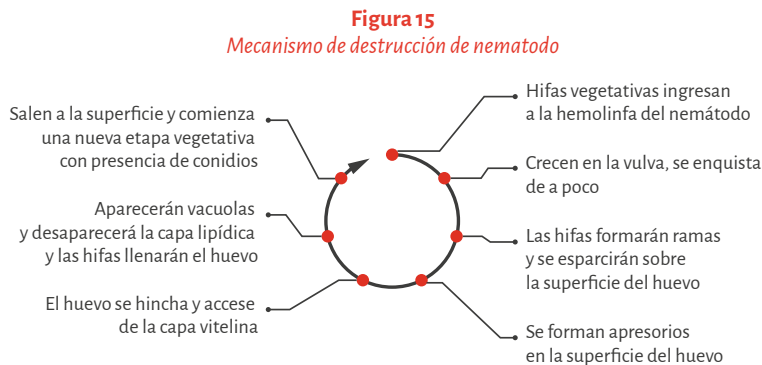
Ciclo biológico

El ciclo biológico de los hongos imperfectos comprende cinco pasos principales: dormancia de las conidias, germinación, infección, desarrollo de micelio y conidiogénesis.

El desarrollo de micelio y producción de conidios viables está directamente relacionado con la disponibilidad de fuentes de nitrógeno y carbono, además del método de inoculación, salinidad del sustrato, relación entre carbono y nitrógeno, aireación y contenido de humedad, entre otros. Así, los conidióforos son caracterizados por tener un reducido movimiento de agua, ausencia de movimiento citoplasmático y una baja actividad metabólica. Bajo condiciones favorables, las conidias germinan formando un tubo vegetativo, el cual será la base para el futuro micelio (Brand *et al.*, 2010).

Modo de Acción

El hongo *P. lilacinus* ataca, principalmente, a los estados sedentarios y juveniles de los nematodos. Es importante resaltar que los huevos de los nematodos fitopatógenos están compuestos, normalmente, por tres capas diferentes: la vitelina constituida, en su mayoría, por proteínas, el tejido medio que está formado de quitina y el tejido interior hecho de lipoproteínas (Brand *et al.*, 2010). La Figura 15 muestra los mecanismos de destrucción del nematodo por parte de los hongos fitoparásitos.



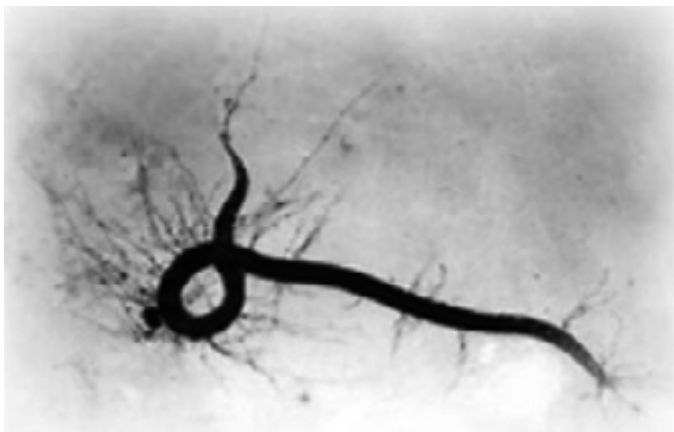
Fuente: **propia autor**

Para comenzar la colonización, los conidios comienzan a desarrollar hifas, las cuales forman un amplio canal de células que recubre el huevo del nematodo. Una vez establecido, las puntas de las hifas se hinchan y forman apresorios que permiten la penetración de la hifa dentro del huevo. Esto se logra gracias a la actividad mecánica

y enzimática, en la cual, están involucradas algunas proteasas y quitinasas. La enzima serina proteasa actúa directamente sobre la degradación de la superficie del huevo, mientras que la quitinasa actúa liberando amonio de la descomposición de quitina y fomentando la población de microbiota quitolítica que paraliza el crecimiento de los huevos (Morton *et al.*, 2004). Otros estudios han demostrado que el proceso de infección comienza con la adhesión de las hifas al huevo y con ayuda de hidrofobinas.

Las hidrofobinas son una familia de proteínas hidrofóbicas provenientes de los hongos, se caracterizan por la capacidad de unirse a una interface hidrolítica/hidrofóbica por medio de la formación de una pequeña capa anfipática (Vigueras *et al.*, 2014). Así, mientras continúa la penetración, el tejido vitelino del huevo comienza a dividirse en tres bandas y se forman varias vacuolas. A partir de allí, se produce un gran crecimiento de hifas que destruyen a los individuos que yacen dentro de esta estructura. Finalmente, una gran cantidad de conidióforos son producidos y el hongo comienza a expandirse hacia huevos adyacentes. Por otro lado, *P. lilacinus* produce toxinas que afectan el sistema nervioso y causan deformaciones en el estilete de los nematodos sobrevivientes (Nene y Joshi, 2020; Islam *et al.*, 2021) (Figura 16).

Figura 16
Crecimiento micelial de Paecilomyces sp., sobre una larva de M. javanica.



Fuente: Dávila y Hio (2005)

El control biológico es una alternativa sostenible al control químico. El uso de hongos para controlar las plagas como los nematodos de la raíz puede implementarse para proteger el medioambiente de los pesticidas. A menos que sean más difíciles de producir, almacenar y/o utilizar, pueden ser una solución adecuada para proteger los cultivos. Actualmente, algunos productos están disponibles en el mercado y otros, se están desarrollando.

Aislar las cepas autóctonas es la mejor alternativa para asegurar el éxito del uso de estos agentes de control biológico, ya que pueden estar adaptados a la plaga que tienen que controlar y al entorno en el que se van a utilizar. De manera que la formulación de estas cepas debe adecuarse para garantizar una buena conservación de los microorganismos y una alta virulencia contra las plagas (Dávila y Hio, 2005).

En la actualidad, el uso de pesticidas está trayendo consigo serios efectos negativos a los ecosistemas y afectando de manera directa a todos los seres humanos. Estudios de los principales ríos y arroyos en los Estados Unidos muestran que del 96 % de todos los peces, 100 % de todas las muestras de agua superficial y 33 % de los acuíferos contienen uno o más plaguicidas en niveles detectables (United States Environmental Protection Agency, [EPA], 2005). Así mismo, se calcula que cada año alrededor del mundo, tres millones de personas presentan intoxicaciones graves y agudas debido a plaguicidas, de los cuales el 90 % ocurren en países en vía de desarrollo. Sin embargo, estos casos son ejemplos solamente de efectos agudos. Por otra parte, los efectos crónicos se observan a largo plazo y, normalmente, son el resultado a varias exposiciones a estos pesticidas, pero a cantidades pequeñas. Dicho efecto puede traer efectos neurológicos, trastornos reproductivos, efectos cutáneos, trastornos inmunológicos, lesiones hepáticas, cáncer, problemas mutagénicos y tetragénicos, entre otros (Li *et al.*, 2022). Igualmente, la persistencia de varios compuestos activos de los pesticidas puede producirse durante varios años, acumulando así, mayores concentraciones en el ambiente. Algunos estudios han demostrado que estos compuestos pueden ser almacenados en tejidos adiposos y que pueden ser encontrados en la leche materna por un largo tiempo después de la exposición al producto (Feng *et al.*, 2021). Por estas razones, es muy importante reducir el empleo de pesticidas químicos, evitando así una mayor contaminación del ambiente y limitando los efectos negativos sobre la salud humana.

Sin embargo, la producción agrícola debe mantenerse para continuar alimentando a los pobladores del mundo. Por esta razón, es un cambio significativo que se utilicen controles de plagas amigables con el ambiente que permitan reducir las pérdidas del cultivo de una manera económica y sustentable. Y es aquí donde

entra la utilización del organismo benéfico, ya que cumple con los requisitos anteriormente mencionados (Saravanan *et al.*, 2022b).

Por ello, el hongo *P. lilacinus* es de los organismos más frecuentemente utilizados en el control biológico de nematodos. Este microorganismo produce y libera conidias que parasitan nematodos, reduciendo así sus poblaciones. El aspecto positivo de este método es su uso preventivo, en comparación con la mayoría de los métodos químicos que, normalmente, son aplicados al encontrar una alta incidencia de la plaga. En este caso, tratándose de un ser viviente, es posible incubar cepas de este organismo y multiplicarlo para elaborar un producto que sea aplicable sobre el cultivo (Luangsa-ard *et al.*, 2011).

Desde el comienzo de la agricultura, los humanos han tenido que lidiar con plagas que atacan sus cultivos y que, como consecuencia, producen una reducción en los rendimientos de estos. Actualmente, una de las plagas más graves en los cultivos es la de los nematodos, ya que se estima que causan la pérdida de hasta un 12 % en los rendimientos agrícolas a nivel mundial, lo cual, representa alrededor de 78 000 000 000 USD anuales. En efecto, estos organismos son una plaga complicada de controlar, ya que muchos de los productos químicos usados actualmente para su control no afectan el estadio inicial del huevo. Sin embargo, nuevas técnicas de control se están empleando, entre las cuales se destaca la utilización de controladores biológicos (Shen *et al.*, 2021). *Paecilomyces lilacinus* es un hongo *Ascomycota* que ataca a varios estadios del nematodo y puede ser muy eficiente si se lo encuentra en concentraciones adecuadas. La aplicación de estos organismos se vuelve cada vez más común, por lo que la eficiencia en los métodos de producción es alcanzable. En los últimos años, se ha visto una mayor implementación de nuevas estrategias para el manejo de cultivos, los cuales se pueden englobar en el Manejo Integrado de Plagas (MIP). El MIP es una estrategia que se caracteriza por ser preventiva y perdurable, que utiliza tácticas compatibles para controlar y suprimir las poblaciones de organismos dañinos que no produzcan pérdidas económicamente considerables (Sarwar *et al.*, 2021).

Entre las técnicas incluidas en el MIP, se encuentra la utilización de organismos benéficos que controlan plagas. Estos pueden ser catalogados como cualquier ser vivo que ayude a suprimir y controlar a una población de organismos que estén afectando el crecimiento y desarrollo del cultivo (Wang *et al.*, 2020). En la actualidad, se emplean diferentes microorganismos, los más comunes son: *Bacillus*, *Paecilomyces*, *Lecanicillium*, *Metarhizium*, *Beauveria* y *Trichoderma*. El aspecto positivo de estos controladores es que tienen una especificidad mucho más alta que la gran mayoría de productos químicos y, además, no dejan residuos tóxicos (Hansen *et al.*, 2021).

Por ejemplo, el hongo *Paecilomyces lilacinus* es un organismo que habita en la rizósfera, especialmente en suelos ricos en materia orgánica que contenga una buena cantidad de humedad. Hay una mayor población en climas templados y es reconocido por su potencial como controlador biológico. Su mayor relevancia radica en que funciona como patógeno de nematodos, ya que es muy eficiente reduciendo poblaciones de este tipo de plaga (Morton *et al.*, 2004). A pesar de que se lo puede encontrar de forma natural en el suelo, rara vez se hallan poblaciones lo suficientemente numerosas como para lograr un control eficiente. Por esta razón, es recomendable hacer aplicaciones de este microorganismo para lograr elevar los niveles de población y así, tener un mejor control (Morton *et al.*, 2004). Este hongo parasita huevos y los estados juveniles de nematodos con gran facilidad. Además, este hongo tiene la capacidad de sobrevivir como saprófito en el suelo y, en caso de ausencia de nematodos. *P. lilacinus*, produce conidios a partir de conidióforos erectos que se desarrollan desde los micelios (Sunitha *et al.*, 2013).

Este organismo tiene la capacidad de reproducirse bajo condiciones apropiadas, por lo que su cultivo es factible; por esta razón, varias fincas agrícolas están optando por la elaboración de productos a base de *P. lilacinus* de una manera artesanal, es decir, a escalas relativamente pequeñas y con reducidos componentes tecnológicos (Sunitha *et al.*, 2013). Esto genera una menor dependencia de las casas comerciales y del uso de productos químicos que pueden tener efectos perjudiciales.

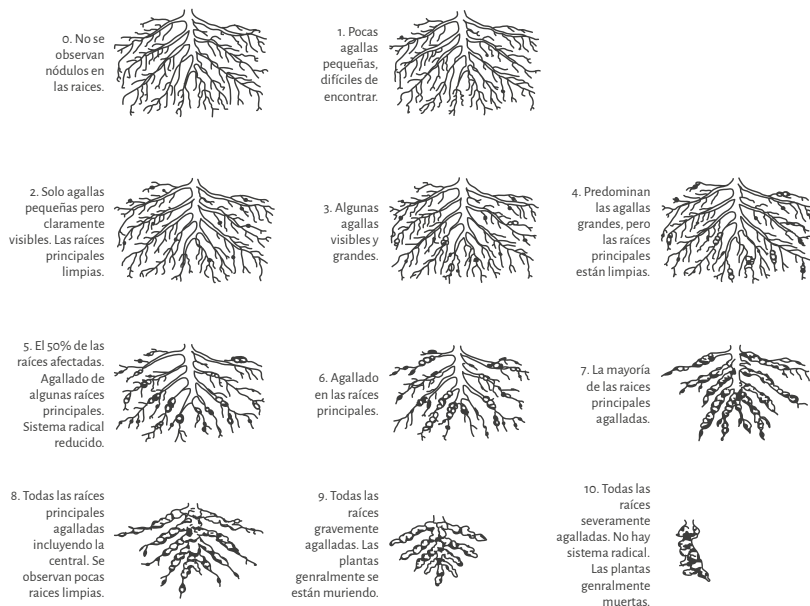
En la actualidad, no existen modelos o guías estandarizadas para la producción artesanal de *Paecilomyces*, ya que la mayoría de las veces se aprovecha el material de desecho agrícola. Por esta razón, varios ajustes y mejoras pueden ser alcanzados con más investigación sobre el tema, lo que podría traer como consecuencia una mayor concentración final de conidias, haciendo más rentable la elaboración y más eficaces las aplicaciones (Gao y Liu, 2009).

Métodos de control y manejo de nematodos

El control y manejo de nematodos es bastante complicado por medios convencionales, ya que, normalmente, cuando el agricultor nota señales de estrés en el cultivo, la plaga ya está establecida. Hace algunos años se desarrollaron productos sintéticos que se han comercializado como nematicidas o fumigantes del suelo; sin embargo, estos han perdido confianza debido a su baja eficiencia y especificidad y, también, por sus altos grados toxicidad y residualidad (Karuri, 2022).

Una de las técnicas comúnmente utilizadas para el control de nematodos es la fumigación de suelos con productos químicos como el edafón, el metam sodio, metam potasio, bromuro de metilo y dicloropropeno. Por otro lado, como nematicidas se emplean, normalmente, carbofuran, terbufos y cadusafos, entre otros. Sin embargo, el control de huevos de nematodo con esta técnica es bastante ineficiente (Dong *et al.*, 2012). Por estas razones, es recomendable utilizar métodos preventivos para lograr controlar las poblaciones de nematodos, puesto que es virtualmente imposible tener un suelo libre de estos organismos. Entre las técnicas más usadas se encuentran las estrategias de control cultural, empleando técnicas de barbecho, inundación, aplicación de abono orgánico, cultivos de cobertura, rotación de cultivos y utilización de variedades resistentes, entre otras (Waller, 2006). La Figura 17 muestra, a manera de ejemplo, una escala de severidad del daño ocasionado por el nematodo *Meloidogyne sp.* en plantas de tomate, propuesta por Brigde y Page (1980).

Figura 17
Escala de severidad del daño ocasionado por el nematodo Meloidogyne sp.



Nota: Escala propuesta por Brigde y Page (1980), para evaluar a severidad del daño ocasionado por el nematodo *Meloidogyne sp.*

Fuente: Brigde y Page (1980).

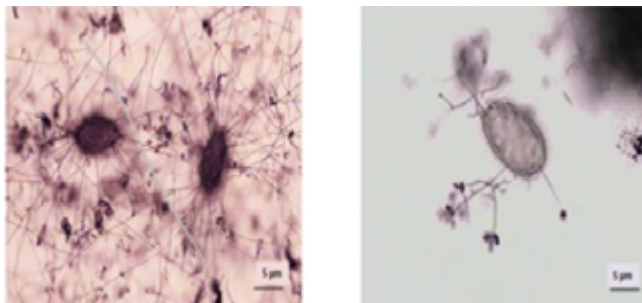
En condiciones favorables de humedad, después de la invasión, las estructuras del hongo salen del cuerpo del nematodo y se producen nuevas conidias que pueden afectar a otros nematodos (Anastasiadis *et al.*, 2008). También se conoce que *P. lilacinus* es capaz de producir toxinas que causan problemas al sistema nervioso de los nematodos y de generar deformaciones en el estilete, de manera que, a pesar de que sobreviven, permite reducir el daño y sus poblaciones (Yang *et al.*, 2015).

González *et al.* (2012) estudiaron la eficacia de *P. lilacinus* en lulo (*Solanum quitoense* Lam), en el marco de este proyecto afirman que, desde el momento de contacto con los huevos, este hongo crece rápidamente, parasitando los que están en etapa temprana de desarrollo embrionario, lo que corrobora que la aplicación debe hacerse desde la siembra o antes.

Para determinar la eficacia de este hongo como agente controlador biológico, se colocaron muestras de huevos que contienen diversos medios de cultivos inoculados con los hongos. Los resultados indicaron que *P. lilacinus* infectó los huevos en un término de cinco días y destruyó el embrión. El porcentaje de infección en los huevos está directamente relacionado con el tiempo al que estos están expuestos (Cedeño, 2004)

Ahmad *et al.* (2019) evaluaron la capacidad *in vitro* de *P. lilacinus* y *P. variotii* para la reducción de huevos de *Meloidogyne* sp. y *Fasciola gigantica*. Las esporas de dichos hongos fueron agregadas sobre los huevos de las especies en cuestión; y los resultados indicaron que *P. lilacinus* tiene mejores resultados en el control de huevos de ambos patógenos (Figura 18).

Figura 18
P. lilacinus en el control de huevos de ambos patógenos



Nota: *P. lilacinus* parasitando huevos de *Fasciola gigantica* (Izquierda) y huevos de *Meloidogyne* spp. (Derecha).

Fuente: Ahmad *et al.* (2019)

Por otra parte, una de las especies de hongos más estudiadas en el control del nematodo *M. incognita* es *P. lilacinus* (Thom) Samson, la cual habita el suelo de forma natural y ha demostrado tener la capacidad de regular las poblaciones de nematodos a niveles no dañinos en el cultivo y, en algunos casos, ha servido como estimulador de desarrollo de las plantas. Este patógeno parasita los huevos, invadiéndolos y después destruyendo sus embriones, evitando así la formación de larvas; finalmente, también parasita hembras a las cuales les causa la muerte. Se establece en el suelo, crece saprofiticamente, se disemina con bastante rapidez y al poco tiempo llega a ser la especie dominante (Lora y Betancourth, 2008).

Sin embargo, en algunos estudios se observó una baja efectividad de este organismo en el control de nematodos, lo cual se puede atribuir a la época de aplicación, ya que el hongo debe establecerse en el suelo para poder actuar. También, se reporta que tienen la capacidad de producir enzimas quitinolíticas que pueden destruir la pared de los huevos y la cutícula de juveniles, lo que facilita el proceso de micoparasitismo (Xiujuan *et al.*, 2000).

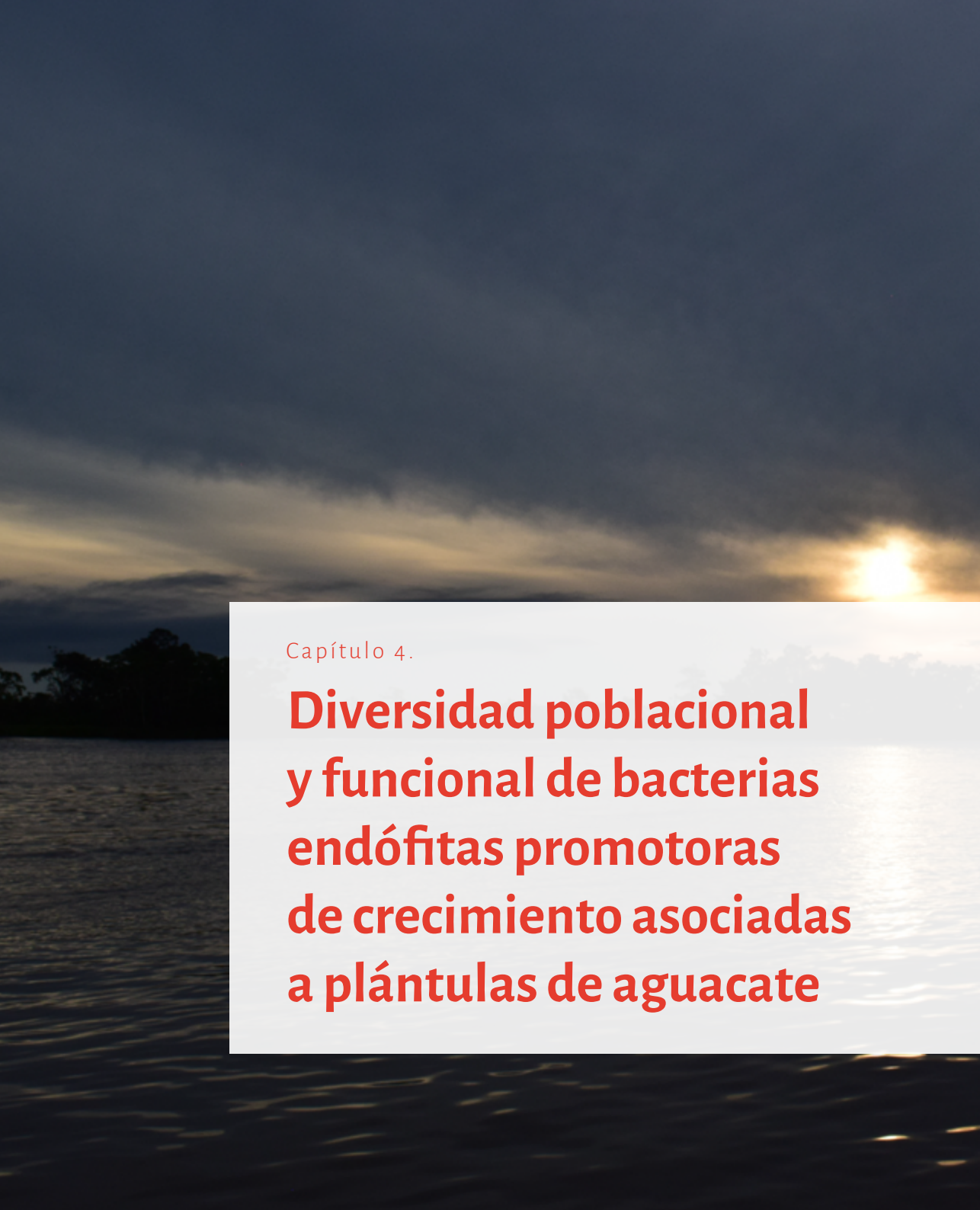
En el cultivo del banano se ha demostrado la efectividad de *P. lilacinus* contra *Rodopholus similis* y *M. incognita*, principalmente cuando se utiliza como agente preventivo o ante infecciones ligeras. Algunos de los requisitos necesarios para lograr una buena efectividad son: que las plantaciones tengan una buena atención agrotécnica, mantener una buena humedad en las áreas tratadas con el hongo, aplicarlo al atardecer para protegerlo del sol y lograr una buena incorporación del producto al suelo (Busquets *et al.*, 1994).

El uso de bioplaguicidas a base de *P. lilacinus* para el control de nematodos debe ser considerado como parte de los programas de manejo integrado de plagas y no como única medida de control (Wang *et al.*, 2020). Por lo tanto, para un control efectivo de nematodos, el uso de *Paecilomyces* debe estar combinado con algunas medidas preventivas, entre las que podemos mencionar las siguientes:

- Selección adecuada del lugar de siembra.
- Uso de plantas (vivero) libres de nematodos.
- Evitar el uso de plantas de vivero procedentes de áreas infestadas con nematodos.
- Uso de material de siembra tolerante a nematodos (injertos).

- Evitar el uso de suelo contaminado (en vivero).
- Regulación del nivel de sombra en la plantación.
- Identificación de especies de nematodos presentes y monitoreo de la población.

Se debe considerar que los productos a base del hongo *P. lilacinus* son una medida de supresión directa, cuya efectividad depende del contacto con la plaga, de modo que si el hongo no llega hasta el nematodo no hay control de este. En ese sentido, se debe garantizar que la aplicación del hongo llegue a cubrir el área o zona donde se localizan los nematodos, esto se puede lograr utilizando un volumen adecuado de agua para la aplicación. En definitiva, *P. lilacinus* puede ser utilizado para el control de nematodos, ya sea en plantas de vivero o en plantaciones establecidas, tanto en aguacates en desarrollo como en fase producción (Ahmad *et al.*, 2019).

The background image shows a sunset or sunrise over a body of water. The sun is a bright, glowing orb on the right side, partially obscured by dark, horizontal clouds. The sky transitions from a deep blue at the top to a lighter, hazy blue near the horizon. The water in the foreground is dark with gentle ripples, reflecting the light from the sun. A white rectangular box is positioned in the lower right quadrant, containing the chapter title and subtitle in red text.

Capítulo 4.

**Diversidad poblacional
y funcional de bacterias
endófitas promotoras
de crecimiento asociadas
a plántulas de aguacate**

Capítulo 4. Diversidad poblacional y funcional de bacterias endófitas promotoras de crecimiento asociadas a plántulas de aguacate

Las bacterias endófitas han sido exploradas por su papel como promotoras de crecimiento, sin embargo no se conoce mucho de su presencia en plantaciones de aguacate. El objetivo de este estudio fue aislar y evaluar la capacidad de impulsar el crecimiento de bacterias endófitas asociadas a plantaciones de aguacate. De esta manera, el análisis a las poblaciones de bacterias endófitas se realizó a partir de tejidos de plántula de aguacate recolectados, proporcionando un aislamiento y una determinada densidad poblacional de dichas bacterias por tejido. Asimismo, se determinó *in vitro* la capacidad de fijación de nitrógeno, la reducción de N_2 a ion amonio, la producción de fosfato soluble y de ácido 3 indol acético, todo ello se realizó en medios Burk, caldo Burk's, NBRID y Líquido Burk Corea, respectivamente. Las cepas con actividad positiva se identificaron a nivel molecular a través del secuenciamiento de productos de PCR amplificados con oligonucleótidos específicos de la región ADN_r 16S para eubacteria.

La producción agrícola está limitada por la disponibilidad de nutrientes. Por ejemplo, para las plantas, la disponibilidad de nitrógeno (N) es la principal limitante en la productividad de los cultivos que, junto con el fósforo (P), determinan el crecimiento vegetal. Para aumentar la disponibilidad de estos nutrientes y mejorar la productividad de los cultivos, se adicionan fertilizantes químicos, continuamente, al suelo y, aunque su utilización es crítica para la producción de alimentos, hoy en día se ha convertido en una práctica costosa que acarrea serias consecuencias

ambientales (Fiedls, 2004), por la contaminación de las aguas freáticas, eutrofización, emanación de gases que contribuyen al efecto invernadero, acumulación de sustancias tóxicas en las cadenas tróficas (Camelo *et al.*, 2011) y alteraciones significativas en los componentes orgánicos y bióticos del suelo que modifican el equilibrio ecológico en los agroecosistemas (Reyes *et al.*, 2008).

Ahora, las bacterias que viven y prosperan dentro de su planta huésped se denominan bacterias endófitas (Hardoim *et al.*, 2008), en las cuales, se han evidenciado ciertas funciones directas e indirectas en la mejora del crecimiento de las plantas o en la calidad del suelo. Directamente, las bacterias endófitas pueden beneficiar a las plantas ayudándolas a obtener nutrientes y a mejorar su crecimiento modulando las hormonas relacionadas con ello, lo que puede ayudar a las plantas a crecer mejor en condiciones normales y de estrés (Ma *et al.*, 2011, Emami *et al.*, 2019).

Estas bacterias son consideradas una subclase de bacterias rizosféricas, comúnmente llamadas rizobacterias promotoras del crecimiento vegetal (RPCV). De hecho, son un grupo especializado de rizobacterias que han adquirido la capacidad de invadir su planta huésped (Reinhold-Hurek y Hurek, 1998). Así, estas comparten todos los rasgos importantes consistentes con la promoción del crecimiento de la planta huésped que se encuentran en las rizobacterias, sin embargo, los efectos beneficiosos que proporcionan las bacterias endófitas a las plantas huésped suelen ser mayores que los proporcionados por muchas bacterias rizosféricas. Y tales efectos pueden exacerbarse cuando las plantas son desafiadas por condiciones de estrés (Chanway, 2000; Hardoim *et al.*, 2008).

Por otra parte, los mecanismos directos de las RPCV incluyen: la fijación de nitrógeno, la solubilización de fósforo y potasio, y la producción de hormonas y sideróforos. Mientras que los mecanismos indirectos incluyen: la reducción del etileno, el biocontrol de ciertos patógenos, la quelación del hierro, la inducción de resistencia sistémica a las plantas (Hallmann *et al.*, 1997; Hardoim *et al.*, 2008; Ryan *et al.*, 2008; Compant *et al.*, 2010; Bulgarelli *et al.*, 2013) y la remediación de suelos contaminados por metales y por contaminantes orgánicos (Rosenblueth y Martínez-Romero, 2006) Además, pueden ser fuente de nuevos metabolitos y vías (Jiao *et al.*, 2016; Singh *et al.*, 2017).

La contribución de los microbios endófitos en la salud de las plantas a diferentes niveles puede estudiarse utilizando tecnologías avanzadas, como la metabolómica de toda la planta. El microbioma de las endófitas libera ciertos compuestos tipo metabolitos secundarios dentro la rizósfera y en los tejidos vegetales de plantas de interés agrícola

(Del Giudice *et al.*, 2008; Lòpez-Fernàndez *et al.*, 2016) y también biotransforman ciertos metabolitos producidos por las plantas (Fu *et al.*, 2017) y estimula la producción de otras sustancias químicas (Li *et al.*, 2012; Gao *et al.*, 2015, 2018).

La fijación biológica del nitrógeno atmosférico es considerada como el segundo proceso más importante que se lleva a cabo en la naturaleza, después de la fotosíntesis (Sylvia *et al.*, 2005). En ausencia de fertilizantes nitrogenados o residuos de animales, la dinámica de los agroecosistemas depende enteramente de un grupo de bacterias y otros microorganismos que tienen la habilidad para reducir el nitrógeno atmosférico a nitrógeno orgánico. Las bacterias endófitas pueden aumentar la disponibilidad de este elemento primario en las plantas hospederas, fijando el nitrógeno atmosférico en las plantas huésped, mediante la expresión de la actividad de la enzima nitrogenasa (Montanez *et al.*, 2012). La nitrogenasa es una proteína altamente conservada y todas las bacterias fijadoras de N₂ tienen esta enzima con una amplia evidencia, lo que sugiere la transferencia lateral de genes (Ivleva *et al.*, 2016). Además, las bacterias fijadoras de nitrógeno como *Azoarcus* sp. BH72, *Azospirillum brasilense*, *Burkholderia* spp., *Gluconacetobacter diazotrophicus* y *Herbaspirillum seropedicae* han sido reportadas en la planta huésped mediante la fijación de N₂ en condiciones controladas (Bhattacharjee *et al.*, 2008).

En cuanto al fósforo, este es otro macronutriente fundamental para las reacciones enzimáticas responsables de muchos procesos fisiológicos de las plantas (Ahemad, 2015). Aunque está presente en amplias cantidades, la mayor parte del fósforo del suelo es insoluble y, por lo tanto, no puede apoyar el crecimiento de las plantas debido a su falta de disponibilidad. Además, casi el 75 % del fósforo aplicado como fertilizante forma complejos con el suelo y no está disponible para las plantas (Ezawa *et al.*, 2002).

No obstante, las bacterias endófitas pueden aumentar la disponibilidad del fósforo para las plantas solubilizando los fosfatos precipitados, utilizando mecanismos como la acidificación, la quelación, el intercambio de iones y la producción de ácidos orgánicos (Nautiyal *et al.*, 2000). Estas bacterias pueden aumentar la disponibilidad de fósforo en el suelo mediante la secreción de fosfatasa ácida que puede mineralizar el fósforo orgánico (Van Der Heijden *et al.*, 2008). Además, las bacterias endófitas pueden evitar la adsorción y fijación del fosfato en condiciones limitantes, asimilando el fósforo solubilizado (Khan y Joergensen, 2009).

Por lo tanto, estas bacterias pueden actuar como un sumidero para proporcionar fósforo a las plantas cuando lo necesiten. También, se han identificado diferentes especies

que solubilizan fosfatos, dentro de ellas se encuentran las pertenecientes a los géneros *Pseudomonas*, *Erwinia*, *Enterobacter*, *Rahmella Serratia*, *Synechococcus*, *Agrobacterium*, *Burkholderia* y *Aerobacter*, entre otras. Dichas especies no solo asimilan el fosfato, sino que lo solubilizan en grandes cantidades (Fernández *et al.*, 2005; Rodríguez *et al.*, 2006).

Asimismo, el ácido indol-3-acético (AIA) es una importante auxina vegetal que interviene en numerosos procesos fisiológicos de las plantas, los cuales incluyen: la señalización entre células, la regulación del desarrollo de la planta y la inducción de los sistemas de defensa de la planta (Gravel *et al.*, 2007; Navarro *et al.*, 2006; Spaepen *et al.*, 2007). Esta fitohormona puede iniciar la formación de raíces laterales y adventicias, mediar en las respuestas a estímulos, afectar a la fotosíntesis y a la biosíntesis de metabolitos y mediar en la resistencia a las condiciones de estrés (Glick, 2012); además, puede controlar la síntesis de otras hormonas vegetales como el etileno (Woodward y Bartel, 2005).

La modulación de las reservas de AIA en las plantas es un rasgo importante por el cual las bacterias endófitas pueden mejorar el crecimiento de las plantas. La producción de AIA por parte de las bacterias endófitas probablemente mejore la biomasa y la superficie de las raíces de las plantas, así como la producción de raíces laterales en las plantas hospederas (Dias *et al.*, 2009; Kuklinsky-Sobral *et al.*, 2004; Taghavi *et al.*, 2009; Tsavkelova *et al.*, 2007).

Las plantas pueden desarrollar asociaciones con miembros de su ecosistema para prosperar en su entorno natural. Así, los microorganismos hacen parte de los organismos más importantes, ya que pueden desarrollar asociaciones beneficiosas con plantas (Santoyo *et al.*, 2016). Estas bacterias beneficiosas para las plantas proporcionan numerosas ventajas a su huésped, ayudándolo a tolerar diversos estreses bióticos y abióticos que pueden contribuir a mejorar su crecimiento (Miliute *et al.*, 2015). En suma, estas bacterias pueden vivir tanto externa como internamente en su planta huésped.

Ahora, el aguacate es considerado uno de los principales cultivos en zonas tropicales y subtropicales del mundo. Esta fruta genera demanda en los mercados nacionales e internacionales debido a su alto contenido nutricional y a su aplicación en la industria cosmética y farmacéutica (Araújo *et al.* 2018). En los últimos años la producción mundial de aguacate fue de aproximadamente de 4,2 millones de toneladas por año, siendo Colombia el segundo productor de aguacate del mundo y aportando el 11 % de la producción mundial de aguacate (FAO, 2021). Asimismo, la producción requiere para su óptimo rendimiento, el uso de altas cantidades de fertilizantes químicos que,

aunque logran su propósito, generan una serie de problemas de tipo ambiental. En respuesta a esta problemática, últimamente se han incrementado las investigaciones sobre la búsqueda de mecanismos más amigables con el medioambiente.

Estudios comparativos de bacterias endófitas asociadas a cultivos de aguacate son escasos, sin embargo Jorquera *et al.*, (2012) llevaron a cabo investigaciones sobre la presencia de bacterias rizosféricas asociadas con árboles de aguacate cv. Hass, los cuales respaldan la hipótesis de que varias de las especies analizadas e identificadas poseen la capacidad de producir la enzima 1-aminociclopropano-1-ácido carboxílico desaminasa (ACC), la cual degrada el exceso de etileno producido en las raíces por su crecimiento en suelos salinos. Esto contribuye a la tolerancia de las plantas de aguacate en estos ambientes y a la nutrición de dicho cultivo.

A raíz de ello, en este estudio, se presentan los resultados de un proyecto que pretendía identificar la diversidad poblacional de bacterias endófitas asociadas en raíces de plántulas de aguacate, localizadas en los municipios de Chalán y Ovejas, subregión Montes de María, Colombia. Y, en suma, evaluar *in vitro* la capacidad de reducir del nitrógeno a ion amonio, producir fosfato soluble y ácido 3 indol acético, sustentado en que estos tres compuestos, producidos por estas bacterias endófitas nativas asociadas a las raíces de las plantas de aguacate, pueden mejorar el crecimiento vegetal bajo las condiciones edáficas establecidas en dicho cultivo.

Materiales y métodos

Sitio experimental y muestreo

Se colectaron muestras aleatorias en zig-zag, en plantas de aguacate con raíces, tallos y hojas en la vereda Salitral, municipio de Ovejas, (9°31'33"N 75°13'38"O y altitud de 254 m s. n. m.) y la vereda el Limón perteneciente al municipio de Chalán (9°32'38"N 75°18'45"O y altitud de 270 m s. n. m.), ambas veredas pertenecientes a la subregión Montes de María (MM), departamento de Sucre, Colombia.

MM es una zona de bosque seco tropical y su paisaje característico es de montaña. Además, presenta una temperatura promedio de 27 °C, con precipitaciones que pueden variar entre los 1000 y 1 200 mm al año (Aguilera-Díaz *et al.*, 2013; Burbano, 2019).

Aislamiento de bacterias endófitas

El aislamiento de las bacterias endófitas se llevó a cabo de la siguiente manera:

Desinfección superficial de tejidos

A cada planta recolectada se le hizo una separación de tejidos (raíz, tallo y hoja) y, posteriormente, dichos tejidos fueron sometidos a un proceso de desinfección superficial mediante los protocolos descritos por Bueno-Pallero *et al.* (2018).

Determinación de la densidad poblacional

Después del proceso de desinfección, cada tejido se depositó en platos de porcelana, se maceró con ayuda de nitrógeno líquido hasta homogenizar y se prepararon diluciones seriadas (de 10⁻¹ a 10⁻⁸) por triplicado, de las cuales se tomaron alícuotas para después depositarse sobre la superficie de agar R2A y, finalmente, se incubaron a 32 °C por 72 horas. La densidad poblacional de bacterias por tejido (UFC/g) fue determinada mediante un conteo directo de colonias sobre la superficie de las placas y seleccionando aquellas colonias que se diferenciaban en cuanto a forma, textura, color y tamaño (Bueno-Pallero *et al.*, 2018).

Evaluación *in vitro*: actividad de promoción de crecimiento de bacterias endófitas aisladas de los tejidos de plántulas de aguacate

Ensayo de evaluación de nitrógeno reducido en forma de ion amonio

Las cepas con crecimiento positivo sobre la superficie del medio *Burk* (Park *et al.*, 2005; Tejera *et al.*, 2005) fueron utilizadas para la evaluación del nitrógeno total reducido en forma del ion amonio, para lo cual, las cepas se inocularon en medio caldo *Burk's*, a 30 °C durante 72 horas, a 150 rpm. Luego de este tiempo, se añadió al medio KCl a una concentración de 2M y se incubó nuevamente bajo las condiciones previamente descritas durante 1 hora. Seguidamente, se tomaron 10 ml de sobrenadante y se centrifugaron a 8000 rpm por 20 minutos; al finalizar este tiempo, se agregó una solución alcohólica de fenol al 10 %, nitroprusiato de sodio al 0,5 % y 1 ml de solución oxidante (20 g citrato de sodio, 1 g de hidróxido de sodio y 1 ml de hipoclorito de

sodio 1,5 N en 100 ml de H₂O). Dicha mezcla más la muestra se incubaron por 1 hora para luego analizar los resultados, esto mediante la lectura de absorbancia a 632 nm en un espectrofotómetro Genesys 10S UV-Vis (Mantilla *et al.* 2007).

Determinación del fosfato disuelto

Las cepas que produjeron halo y en las que se evidenció, cualitativamente, la capacidad de solubilizar fosfato en el medio de cultivo NBRID fueron utilizadas para la determinación indirecta de fosfato disuelto (Rodríguez *et al.*, 2016). Las cepas se incubaron en el medio NBRID, enriquecido con fosfato de calcio tribásico, durante 72 horas a 30 °C a 150 rpm; pasado este tiempo, las muestras fueron centrifugadas a 8000 rpm durante 20 minutos. Luego, se tomó 1 ml del sobrenadante para ser resuspendido en 7 ml de agua destilada; a esta suspensión se le adicionaron 2 ml del reactivo Vaneato Molibdato para luego incubar las muestras durante 30 minutos. Una vez cumplido el tiempo, se tomaron las lecturas de absorbancia a 540 nm, los datos se analizaron empleando la curva patrón estandarizada y cada ensayo se evaluó por triplicado (Lara *et al.*, 2013).

Ensayo de producción de ácido 3 indol acético

La capacidad de producir de ácido indol acético fue evaluada utilizando el medio líquido Burk Corea (0,41 g KH₂PO₄, 0,52 g K₂HPO₄, 0,05 g Na₂SO₄, 0,2 g CaCl₂, 0,1 MgSO₄ * 7H₂O, 0,01 g Fe SO₄ * 7H₂O, 0,0025 g NaMoO₄, en 1000 ml de agua destilada y suplementado con 0,1 g triptófano), precursor del ácido indol acético. Así, la densidad óptica de los cultivos fue medida y la concentración de las cepas fue de 106 UFC/ml. Luego, dichas cepas fueron inoculadas en el medio líquido Burk Corea e incubadas a 150 rpm por 72 horas, después de este tiempo, se tomó 1 ml de la suspensión bacteriana y se centrifugó a 12 000 rpm por 5 minutos. Posteriormente, se tomó una alícuota del sobrenadante y se le agregó el reactivo de Salkowski (Dawwam *et al.*, 2013; Gordon y Weber, 1951), esta se incubó en oscuridad por 30 minutos y, una vez transcurrido este tiempo, se midió la absorbancia de la muestra a 450 nm. Finalmente, para la determinación cuantitativa se utilizó la curva estandarizada a través de soluciones de ácido 3 indol acético puro (Lara *et al.*, 2011).

Diversidad de bacterias endófitas

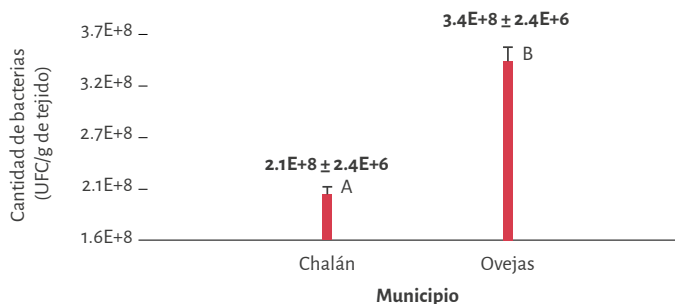
La extracción de ADN se realizó según el protocolo descrito por Green y Sambrook (2012) y Oliveira *et al.* (2013). El ADN extraído fue cuantificado con un nano espectrofotómetro, ND-100 (NanoDrop, Wilmington, Delaware, Estados Unidos), a una longitud de onda de 260 nm. La pureza del ADN se determinó estableciendo la relación de absorbancia entre 260 y 280 en un rango de 1,8 a 2,0. La identificación molecular de bacterias rizosféricas se determinó mediante el uso de iniciadores específicos para bacterias de la región ADNr 16S (Oliveira *et al.*, 2013).

Posteriormente, los productos de PCR fueron separados en gel de agarosa concentrada al 1 % y fueron observados en un transiluminador después de haber sido coloreados con bromuro de etidio. Los productos amplificados fueron enviados a secuenciación a la empresa Macrogen (Seúl, Corea del Sur), en un secuenciador automático con capilar 3730XL. A partir de allí, las entidades de las secuencias nucleotídicas obtenidas se compararon con las almacenadas en los bancos de datos de la National Center for Biotechnology Information (NCBI). Finalmente, el alineamiento de bases se realizó con el software Clustal W y el análisis y corrección con el programa Mega 4.0. (Tamura *et al.*, 2007).

Los resultados obtenidos de las variables de bacterias endófitas (UFC/g de tejido) en función a tejidos y municipios se expresaron como la media $\pm$ D.E. con el criterio de normalidad previamente determinado bajo la prueba de Shapiro-Wilks (5 %), mientras las diferencias significativas se establecieron con la prueba de Tukey (5 %). Luego, los datos se tomaron por triplicado y fueron analizados en el software InfStat versión libre.

La prueba de Shapiro-Wilk arrojó un valor de p -de 0,0971, que es superior a 0,05, lo que indica una distribución normal de los datos. El Anova estableció diferencias estadísticas significativas dentro de los factores y entre ellos. Por otra parte, la prueba de rangos múltiples de Tukey (5 %) mostró diferencias significativas entre la cantidad de bacterias endófitas y los municipios estudiados, encontrándose que el municipio de Ovejas presentó la mayor densidad poblacional de bacterias endófitas con un $3,6 \times 10^6 \pm 3,4 \times 10^8$ UFC/g de tejido, mientras que en el municipio de Chalán se aislaron la menor densidad de bacterias con $2,4 \times 10^6 \pm 2,1 \times 10^8$ UFC/g de tejido (Figura 19).

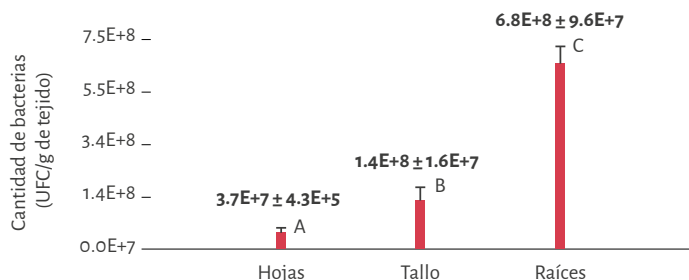
Figura 19
Resultado de prueba de rango múltiple de Tukey para la cantidad de bacterias endófitas



Nota: Resultado de prueba de rango múltiple de Tukey para cantidad de bacterias endófitas (UFC/g de tejido) en plántulas de aguacate en el municipio de Chalán y Ovejas, Sucre, Colombia.

Con respecto a la cantidad de bacterias endófitas por tejidos, las raíces presentaron la mayor densidad de bacterias endófitas con $9,6 \times 10^7 \pm 6,8 \times 10^8$ UFC/g de tejido, seguido del tallo con $1,6 \times 10^7 \pm 1,4 \times 10^8$ UFC/g de tejido y, finalmente, las hojas con $4,3 \times 10^5 \pm 3,7 \times 10^7$ UFC/g de tejido (Figura 20).

Figura 20
Resultados de la prueba de rango múltiple de Tukey para la densidad de población de bacterias endofíticas



Nota: Resultados de la prueba de rango múltiple de Tukey para la densidad de población de bacterias endofíticas (UFC/g de tejido) por tejido en plántulas de aguacate.

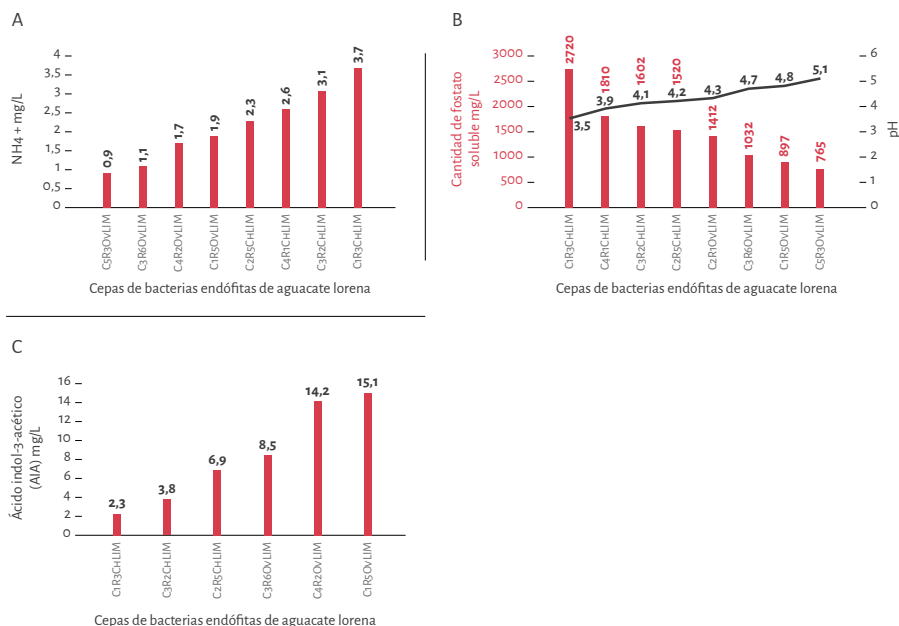
En este estudio, al reportarse una mayor presencia de bacterias endófitas asociadas en las raíces de plántulas de aguacate, se llevó a cabo los siguientes cuestionamientos: ¿Qué actividades promotoras de crecimiento realizan estas bacterias en las raíces de plántulas de aguacate establecidas en los municipios de Chalán y Ovejas? y ¿cuáles son las principales especies de las bacterias endófitas presentes en dicho ecosistema?

En la Figura 21A se observan los resultados del ensayo de nitrógeno reducido en forma de ion amonio. Las cepas C1R3ChLim y C3R2Chlim presentaron los mayores valores de producción de ion amonio 3.7 y 3.1 mg/L, respectivamente y los menores valores fueron observados en la cepa C5R3OvLIM y C3R6OvLIM con 0.9 y 1.1 mg/L, respectivamente. Así, los resultados evidencian que las cepas aisladas del municipio de Chalán presentaron una mayor producción del ion amonio con respecto a las aisladas de suelo de plantaciones de aguacate del municipio de Ovejas.

En la Figura 21b se indican los resultados de la actividad de producción de fosfato soluble de las cepas de bacterias rizosféricas, con base en los hallazgos obtenidos con los aislados de mayor actividad. Esto correspondió a la cepa C1R3ChLIM (2720 m/L), obtenida en plantaciones de aguacate del municipio de Chalán, por otra parte, los menores valores producidos se encontraron en la cepa C5R3OvLIM (765 m/L), del municipio de Ovejas. Asimismo, se observa en la Figura 21 una relación inversa con respecto al pH del medio, indicando que a medida que las cepas solubilizan el fosfato, se presenta una menor acidificación del medio.

En cuanto a los resultados de la producción de ácido 3 indol acético mg/L, estos muestran que solo seis cepas produjeron dicho compuesto (Figura 21c), siendo la cepa C2R1OvLIM la que presentó la mayor producción (16,3 mg/L), mientras que los menores valores se encontraron para la cepa C1R3ChLIM (2,3 mg/L).

Figura 21
Relación inversa con respecto al pH del medio

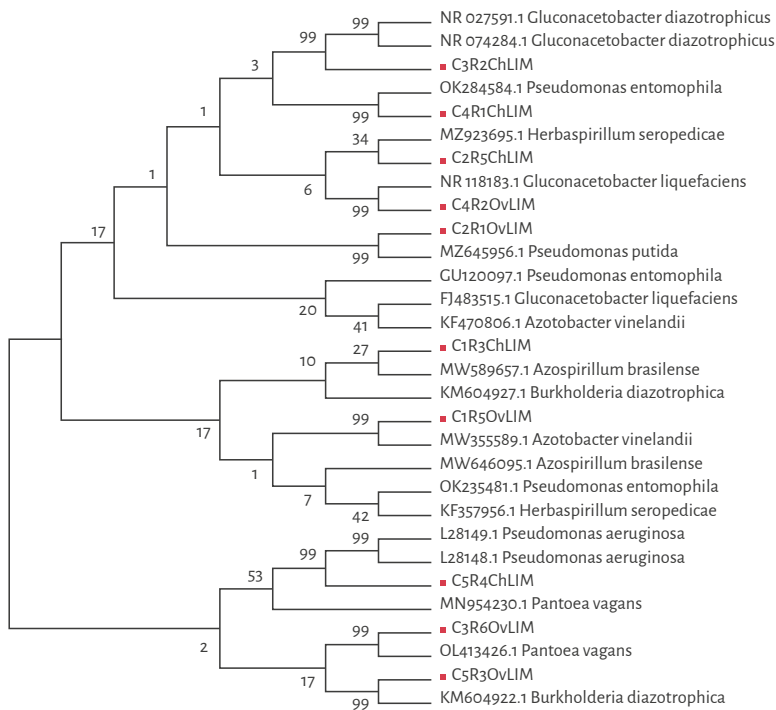


Nota: Resultados de prueba de producción de ion amonio (mg/L) **(A)** fosfato soluble (mg/L) **(B)** ácido 3 indol acético (mg/L) **(C)** por cepas de bacterias endófitas de aguacate cv. Lorena en los Montes de María, departamento de Sucre, Colombia. C2R1OvLIM: C: Cepa; R: Rizósfera; Ch: Chalán; Ov: Ovejas; LIM: Laboratorio de investigaciones microbiológicas.

Ahora, en la Figura 22 y en la Tabla 1 se exponen los resultados del análisis de agrupamiento de secuencias RNAr 16s de bacterias rizosféricas y su similitud con secuencias de especies de bacterias almacenadas con la base de datos del GenBank. En los resultados obtenidos del secuenciamiento, se relacionan las bacterias identificadas con la actividad de promoción de crecimiento observada *in vitro*. En suma, en dichos hallazgos se identificaron las especies de bacterias endófitas de plántulas de aguacate del municipio de Chalán como: *Azospirillum brasiliense*, *Gluconoacetobacter diazotrophicus*, *Pseudomonas entomophila*, *Pseudomonas aeruginosa* y *Herbaspirillum seropedicae* y en el municipio de Ovejas se identificaron las especies de bacterias endófitas: *Pseudomonas putida*, *Pantoea vagans*, *Gluconoacetobacter liquefaciens*, *Azotobacter vinelandii* y *Burkholderia diazotrophica*.

Con respecto a la actividad de promoción de crecimiento observada *in vitro*, se detectó que las cepas C1R3ChLIM (*Azospirillum brasilense*) y C2R5ChLIM (*Herbaspirillum seropedicae*), aisladas del municipio de Chalán, y la cepa C1R5OvLIM (*Azotobacter vinelandii*), aislada del municipio de Ovejas, mostraron una actividad positiva para los tres ensayos de reducción de N₂ a amonio, producción de fosfato soluble y ácido 3 indolacético, respectivamente.

Figura 22
Dendograma de bacterias endófitas promotoras de crecimiento aisladas de aguacate cv. Lorena, en los municipios de Chalán y Ovejas



Nota: Dendograma de bacterias endófitas promotoras de crecimiento aisladas de aguacate cv. Lorena, en los municipios de Chalán y Ovejas, subregión fisiográfica Montes de María, departamento de Sucre, mediante el método de Neighbor-joining a partir de las secuencias del gen ARNr 16S.

Tabla 1. Diversidad de bacterias endófitas de raíces de aguacate cv. Lorena con actividad promotora de crecimiento *in vitro*

Cepa	Especie	Actividad promoción de crecimiento		
		Nitrógeno reducido en forma de ion amonio	Producción de fosfato soluble	Ácido 3-indol acético
C1R3ChLIM	<i>Azospirillum brasiliense</i>	+	+	+
C3R2ChLIM	<i>Gluconoacetobacter diazotrophicus</i>	+	-	+
C4R1ChLIM	<i>Pseudomonas entomophila</i>	+	+	-
C5R4ChLIM	<i>Pseudomonas aeruginosa</i>	-	+	-
C2R5ChLIM	<i>Herbaspirillum seropedicae</i>	+	+	+
C2R1OvLIM	<i>Pseudomonas putida</i>	-	+	+
C3R6OvLIM	<i>Pantoea vagans</i>	+	+	+
C4R2OvLIM	<i>Gluconacetobacter liquefaciens</i>	+	-	+
C1R5OvLIM	<i>Azotobacter vinelandii</i>	+	+	+
C5R3OvLIM	<i>Burkholderia diazotrophica</i>	+	+	-

Nota: +: indica actividad de promoción de crecimiento; -: indica no actividad de promoción de crecimiento

Las evidencias actuales indican que las bacterias endófitas han sido aisladas e identificadas de una diversidad de plantas hospederas, dentro de las cuales, se encuentran cultivos agrícolas, plantas de pradera, plantas que crecen en entornos extremos y plantas silvestres y perennes (Nair y Padmavathy, 2014; Yuan *et al.*, 2014; Zinniel *et al.*, 2002) y pasturas tropicales (Pérez *et al.*, 2018). Asimismo, los resultados muestran la presencia de estas bacterias en diferentes partes de las plantas, en órganos aéreos y por debajo del suelo (Senthilkumar *et al.*, 2011). Entre los tejidos analizados se encuentran raíces, tallos, hojas, semillas, frutos, tubérculos, óvulos y nódulos, donde las raíces tienen el mayor número de endófitos bacterianos en comparación con los tejidos de la superficie (Rosenblueth y Martínez-Romero, 2006).

Numerosos estudios demuestran que las bacterias endófitas pueden promover el crecimiento en plantas tales como: trigo, arroz, canola, papa tomate, (Mei y Flinn, 2010; Sturz y Nowak, 2000) y pasto colosuana (Pérez *et al.*, 2018), entre otros. La mayoría de estos estudios demuestran el potencial en la promoción del crecimiento de estas endófitas aisladas de las mismas plantas. Sin embargo, otros estudios han evidenciado los efectos de promoción del crecimiento de las bacterias endófitas en plantas no hospedantes (Sessitsch *et al.*, 2005).

De manera que existen estudios contrastados sobre la especificidad del huésped de las endófitas. Algunos de sus hallazgos señalan que las bacterias endófitas solo son capaces de promover el crecimiento de plantas que están estrechamente relacionadas con su huésped natural (Long *et al.*, 2008). No obstante, resultados llevados a cabo *in vitro* e *in situ* confirman que dichas bacterias endófitas promueven el crecimiento en diversas especies vegetales (Ma *et al.*, 2011; Sessitsch *et al.*, 2005); sin embargo, su amplia gama de huéspedes las convierte en una poderosa herramienta para la biotecnología agrícola, con un gran potencial para ser utilizadas como biofertilizantes y biopesticidas.

Dentro de las especies de bacterias endófitas aisladas de raíces de aguacate cv. Lorena de los Montes de María, con capacidad de fijar biológicamente nitrógeno y reducirlo a amonio (NH_4^+), se identificaron: *Azospirillum brasiliense*, *Gluconacetobacter diazotrophicus*, *Pseudomonas entomophila*, *Pantoea vagans*, *Gluconacetobacter liquefaciens*, *Azotobacter vinelandii* y *Burkholderia diazotrophica*. Las cuales estarían contribuyendo a incrementar el rendimiento en las cosechas, reduciendo la necesidad de fertilizantes nitrogenados y la emisión de gases tóxicos como el N_2O y obteniendo beneficios económicos y ambientales en los ecosistemas.

De acuerdo con un estudio realizado por Gupta *et al.* (2015), se indica que las bacterias endófitas fijadoras de nitrógeno también pueden mejorar la tasa de fijación y acumulación de nitrógeno en plantas que residen en suelos con limitaciones de nitrógeno. De manera que las bacterias endofíticas no son tan eficientes como los nódulos de *Rhizobium* en la capacidad de fijación de nitrógeno; sin embargo, la cepa de *G. diazotrophicus* tiene un rendimiento excepcional en dicho proceso, puesto que se han identificado cepas de *G. diazotrophicus* que viven en simbiosis con plantas de caña de azúcar y pino (Carrell y Frank, 2014; Dong *et al.*, 2012). Del mismo modo, la endófito fijadora de nitrógeno *Paenibacillus* cepa P22 se ha encontrado en el Álamo, donde se demostró que contribuye a la reserva total de nitrógeno de la planta huésped (Scherling *et al.*, 2009).

Por otra parte, las fuentes de fósforo y su distribución en el suelo son críticas para la sostenibilidad de los ecosistemas agrícolas (Chen *et al.*, 2008; Chen *et al.*, 2021), debido a que este elemento se requiere para la formación de frutos, hojas, semillas y raíces para la maduración de los cultivos. La principal contribución a la dinámica del fósforo en los suelos está dada por el recambio de los procesos de mineralización e inmovilización microbianos en la rizósfera (Richardson y Simpson, 2011).

Los hallazgos en este estudio registran al siguiente grupo de bacterias rizosféricas nativas asociadas al aguacate cv. Lorena con capacidad de producir fosfato soluble: *Azospirillum brasiliense*, *Pseudomonas entomophila*, *Pseudomonas aeruginosa*, *Herbaspirillum seropedicae*, *Pseudomonas putida* y *Pantoea vagans*. A su vez, estudios referentes a la mineralización e hidrólisis de los ésteres orgánicos de P, relacionan a las siguientes especies de bacterias rizosféricas: *Bacillus subtilis*, *Nostoc sp.*, *Caulobacter crescentus*, *Pseudomonas aeruginosa*, *Sinorhizobium meliloti*, *Mesorhizobium loti* y *Corynebacterium glutamicum*.

La actividad y biomasa de las rizobacterias desempeñan una función fundamental en la mineralización del P, especialmente en la rizósfera, infiriendo que, bajo un esquema que favorezca las asociaciones microbianas que incrementan la eficiencia en la disponibilidad de este elemento para las plantas, estas son beneficiosas desde el punto de vista económico y ambiental para el desarrollo de sistemas agrícolas y, en especial, para cultivos de aguacate donde los suelos se encuentran en condiciones de escasez.

La característica de solubilización de fosfato se encuentra, comúnmente, en las bacterias endófitas, alrededor del 59 al 100 % en poblaciones de cactus, fresas, girasoles, soya y otras legumbres (Dias *et al.*, 2009; Forchetti *et al.* *et al.*, 2007; Kuklinsky-Sobral *et al.*, 2004; Palaniappan *et al.*, 2010; Puente *et al.*, 2009).

Para este estudio se identificaron las siguientes especies de bacterias endófitas en raíces de aguacate: *Azospirillum brasiliense*, *Gluconoacetobacter diazotrophicus*, *Herbaspirillum seropedicae*, *Pseudomonas putida*, *Pantoea vagans* y *Gluconacetobacter liquefaciens*, quienes mostraron capacidad de producir ácido indol-3-acético (AIA). Los resultados de producción de AIA arrojados *in vitro* por bacterias rizosféricas asociadas a plantaciones de aguacate no fueron comparados con otros similares en esta investigación, debido a que no existe información al respecto para contrastarlo, tanto a nivel nacional como internacional. Sin embargo, aunque los resultados de las investigaciones que se tienen sobre la producción de AIA muestren valores altos o bajos si se comparan entre sí, está demostrado que bajas concentraciones de esta hormona son capaces de estimular el desarrollo vegetal y que las altas

concentraciones inhiben y reducen la zona de alargamiento. Esto teniendo en cuenta que los microorganismos nativos están adaptados a condiciones y ambientes propios, solo realizando bioensayos *in vivo*, se podrá encontrar la dosis adecuada y comprobar el efecto ejercido sobre los cultivos (Lara *et al.*, 2011).

De los reportes que se tiene sobre *Azospirillum brasilense*, lo más destacable es su capacidad para fijar nitrógeno en presencia de bajos niveles de oxígeno (Okon *et al.*, 1983, Dardanelli *et al.*, 2008), para cuyo proceso utiliza el óxido nítrico como molécula de señalización en la vía inducida por el ácido indol acético que mejora el desarrollo de la raíz lateral y de los pelos absorbentes en las plantas (Creus *et al.*, 2005). A su vez, *Gluconoacetobacter diazotrophicus* posee la capacidad de fijar nitrógeno y producir ácido 3-indol acético (Rodríguez *et al.*, 2016). *Herbaspirillum seropedicae* es productora de auxinas (Rajkumar *et al.*, 2012) y giberelinas (Nagel *et al.*, 2018). *Pseudomonas aeruginosa* produce sideróforos del grupo catecol como proteína implicada en el control biológico contra fitopatógenos (Shi *et al.*, 2017). *Pseudomonas putida* promueve el crecimiento en las plantas mediante la producción de citoquininas y ácido 3-indol acético (Patel y Saraf, 2017). *Pseudomonas entomophila* se encuentra en el suelo, en ambientes acuáticos y en la rizósfera y ha sido considerada como una bacteria con un potencial para el control biológico de insectos plaga (Dieppois *et al.*, 2015). *Pantoea vagans* promueve el crecimiento vegetal mediante la producción de ácido-3-indol acético y reduce la acumulación de cadmio en las plantas (Begum *et al.*, 2019). *Azotobacter vinelandii* estimula el crecimiento vegetal a través de la producción de sideróforos del grupo azobactina (Pahari *et al.*, 2017) y finalmente, *Burkholderia diazotrophica* se reporta en algunos estudios como una rizobacteria con capacidad de fijar de nitrógeno en mimosa (Sheu *et al.*, 2013).

En otros estudios realizados alrededor de este tema, se evidencia que las bacterias endófitas aisladas de orquídeas terrestres producen AIA, además, demostraron que el sobrenadante del cultivo de las bacterias estimulaba la formación de raíces de las plantas de frijol rojo, aumentando significativamente la longitud y el número de las raíces, lo que indica el posible papel del AIA bacteriano en el desarrollo del sistema radicular de las plantas. Al respecto, Patten y Glick (2002) demostraron que la bacteria *Pseudomonas putida* GR12-2 es capaz de aumentar el crecimiento de la raíz de la planta y la formación de raíces laterales.

Las bacterias endófitas producen AIA utilizando la ruta metabólica del triptófano, que es un precursor del AIA. Los estudios demuestran que la ruta de producción del AIA permite a esta bacteria regular la cantidad de AIA producido en condiciones

naturales. De forma similar, Zúñiga *et al.*, (2013) demostraron que el mutante *Burkholderia phytofirmans* PsJN, que era defectuoso en la mineralización de AIA, era incapaz de aliviar los efectos inhibidores del AIA exógeno en las raíces de *Arabidopsis thaliana* en comparación con la cepa de tipo salvaje. Sin embargo, la producción de AIA se considera un rasgo muy importante en la selección de bacterias beneficiosas para las plantas. Además, los niveles de AIA en la planta también pueden determinar si la AIA bacteriana estimula o suprime el crecimiento de la planta, ya que la producción de AIA bacteriana suele beneficiar a las plantas que tienen niveles bajos de AIA endógena (Glick, 2014).



Capítulo 5.

Rizobacterias promotoras de crecimiento vegetal

Capítulo 5. Rizobacterias promotoras de crecimiento vegetal

Las bacterias rizosféricas juegan un papel fundamental en la adaptación y productividad de las especies vegetales mediante mecanismos que mejoran el crecimiento, nutrición y defensas de las plantas, contribuyendo de manera significativa a la agricultura sostenible y, así mismo, a su comercialización a través de tecnologías más limpias que ayudan a la conservación de los recursos.

La agricultura se ha convertido a través del tiempo en el impulso de las zonas rurales al jugar un papel estratégico en el desarrollo sostenible, el incremento económico, la reducción de pobreza, la sostenibilidad ambiental y la seguridad alimentaria. Los productos agrícolas son importantes gracias a que son fuente de proteína y por ser parte de la alimentación de millones de personas; sin embargo, a pesar de que los cultivos han incrementado su demanda, estos se enfrentan a múltiples desafíos como la insuficiente tecnificación, el desgaste nutricional del suelo, las fluctuaciones climáticas, la aparición de enfermedades provocadas por fitopatógenos, el excesivo uso de pesticidas químicos para su protección y fertilizantes sintéticos para nutrirlos (Dhayalan y Sudalaimuthu, 2021). Este tipo de productos conllevan a daños ambientales al alterar a gran escala los ciclos biogeoquímicos por medio de la degradación del suelo, la eutrofización del agua y las emisiones de gas invernadero (Jacoby *et al.*, 2017). Esto repercute severamente en la rizósfera y en el desarrollo, crecimiento, salud y productividad de las plantas. Por lo tanto, es necesario desarrollar estrategias que ayuden a mitigar los efectos de los factores bióticos y abióticos que incrementen los cultivos y garanticen la sostenibilidad ambiental y alimentaria.

Las plantas entran en contacto con la rizósfera a través de las raíces conectándose con grupos específicos de microorganismos patógenos y benéficos que habitan el suelo (Khan *et al.*, 2021). Dichas interacciones se producen debido a que las raíces secretan compuestos químicos atrayentes que provocan respuestas conductuales de los microorganismos. Estos últimos modifican las propiedades fisicoquímicas del suelo y, en consecuencia, se ajustan las comunidades microbianas en la superficie de las raíces (Yang *et al.*, 2009; Bechtold y Field, 2018). A medida que son adheridas, estas son capaces de convertir los exudados de la raíz en fitohormonas como, por ejemplo: auxinas, giberelinas y otras moléculas señalizadoras, que permiten una mayor ramificación lateral de las raíces y el crecimiento de pelos radiculares (Khan *et al.*, 2021). Ahora bien, en el suelo se encuentra una diversidad de microbios, incluidos hongos, bacterias, arqueas, actinomicetos, protozoos y nematodos. La clase de hongos presentes en la rizósfera, como las micorrizas arbusculares, son importantes por promover el rendimiento de los cultivos, la asimilación de los nutrientes, el mejoramiento de la estructura del suelo y la tolerancia de las plantas a estrés (Omotayo y Babalola, 2021). También se encuentran en el suelo los hongos patógenos que causan enfermedades graves y que pueden provocar la muerte de las plantas; así mismo, los nematodos son considerados microorganismos dañinos en los cultivos, causando reducciones en la productividad y generando pérdidas significativas (Abad *et al.*, 2008; Mendes *et al.*, 2013). Sin embargo, la mayoría de las comunidades microbianas promueven el desarrollo y crecimiento a través de la adquisición de nutrientes, del alivio del estrés y del aumento en la tolerancia e inducción de mecanismos de defensa por parte de las plantas (Ali *et al.*, 2017).

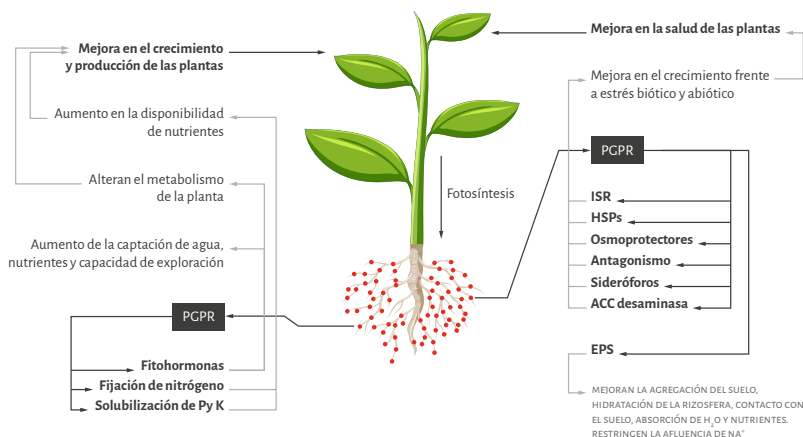
Existen estudios que ilustran que estos microorganismos asociados a las plantas desempeñan un papel importante en el aumento de biomasa vegetal, contenido de carbohidratos y proteínas, pigmentos fotosintéticos y modulación en la expresión de metabolitos, superando a hormonas exógenas aplicadas para mejorar las características asociadas a los bajos rendimientos causados por estrés (Ismail *et al.*, 2021). Muchos de estos microorganismos son conocidos como rizobacterias promotoras del crecimiento vegetal (RPCV), esto incluye bacterias pertenecientes a los géneros: *Acinetobacter*, *Agrobacterium*, *Arthobacter*, *Azotobacter*, *Azospirillum*, *Burkholderia*, *Bradyrhizobium*, *Rhizobium*, *Frankia*, *Serratia*, *Thiobacillus*, *Pseudomonads* y *Bacillus* (Vessey, 2003 ; Goswami *et al.*, 2016; Grover *et al.*, 2021). Las interacciones que se establecen entre raíz y rizósfera y rizobacterias han evolucionado a través del tiempo, de manera que las partes involucradas han desarrollado habilidades que facilitan la capacidad de adaptación (Velasco-Jiménez *et al.*, 2020). Posteriormente, los procesos de

colonización y estimulación por parte de las rizobacterias están sujetos a mecanismos de reconocimiento del hospedero y a procesos de señalización molecular entre las bacterias y la planta hospedera (Kamilova *et al.*, 2006).

Rizobacterias promotoras del crecimiento vegetal

Las rizobacterias corresponden entre el 2 % y el 5 % de las bacterias de la rizósfera (Antoun y Prévost, 2006 ; Jha *et al.*, 2010 ; Sgroy *et al.*, 2009 ; Siddikee *et al.*, 2010). En el establecimiento de las relaciones con las rizósfera, las plantas invierten hasta el 20 % de las fuentes de carbono que obtienen durante el proceso de fotosíntesis, con el fin de mejorar la arquitectura de la raíz, la absorción de nutrientes y los procesos llevados a cabo por las RPCV (Stringlis *et al.*, 2018). Las rizobacterias son consideradas promotoras de crecimiento vegetal en la planta tras la inoculación, a través de una serie de mecanismos que pueden ser directos (Goswami *et al.*, 2016) como la fijación biológica de nitrógeno y la solubilización de fosfatos, e indirectos como la respuesta defensiva de la planta frente ataques de patógenos y ante una fuente de estrés abiótico (Velasco-Jiménez *et al.*, 2020) (Figura 23).

Figura 23
Mecanismos de acción de las PGPR.



Nota: EPS: Exopolisacáridos; ISR: Resistencia Sistémica Inducida. HSPs: Proteínas de choque térmico.

Fuente: Velasco-Jiménez *et al.* (2020).

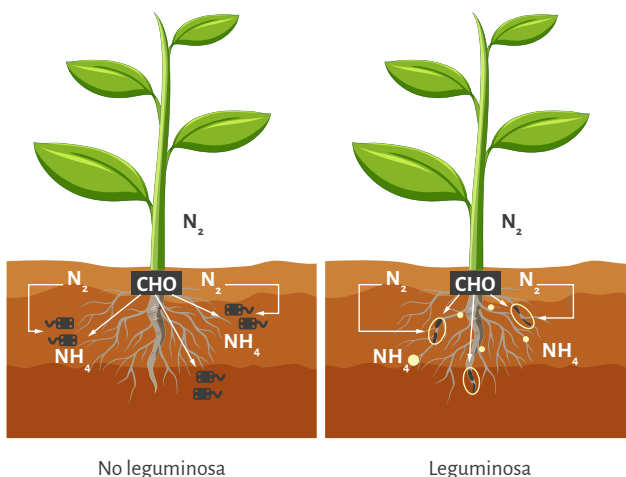
Mecánica directa de RPCV

Fijación biológica de nitrógeno

El nitrógeno se encuentra en la atmosfera como N_2 , no obstante, es inaprovechable para la mayoría de los seres vivos, ya que no todos los organismos pueden captarlo directamente desde el ambiente (Döbereiner, 1997; Sheppard y Wallander, 2004). Por otra parte, los microorganismos fijadores de nitrógeno se clasifican en diazótrofos, cianobacterias, *Azospirillum*, *Pseudomonas*, *Azotobacter*, *Acetobacter* y *Nostoc* que son fijadores de nitrógeno no simbióticos (Bhattacharyya y Jha, 2012; Umar *et al.*, 2020). Estos no penetran el tejido vegetal de la planta y fijan menos nitrógeno, sin embargo, establecen estrechas relaciones simbióticas inespecíficas con las raíces, de manera que proporcionan el nitrógeno suficiente para cumplir con las demandas de la planta huésped. Otro grupo de bacterias son los microorganismos simbióticos (asociadas a raíces y leguminosas que poseen especificidad e infectan las raíces para producir nódulos); en este grupo encontramos miembros de la familia *Rhizobiaceae* y del género *Frankia* (Goswami *et al.*, 2016). Otras rizobacterias endófitas capaces de convertir nitrógeno atmosférico a la forma disponible para las plantas son: *Herbaspirillum spp.*, *Azospirillum amazonense* y *Burkholderia tropica* (Suman *et al.*, 2008).

Asimismo, estos microorganismos se caracterizan por poseer un complejo enzimático denominado nitrogenasa, el cual reduce el N_2 para formar compuestos nitrogenados asimilables que puedan ser utilizados por las plantas, tales como el amonio (NH_4^+) y el nitrato (NO_3^+) (Dawe, 2000) (Figura 24).

Figura 24
Representación de la fijación biológica de nitrógeno de plantas



Nota: Representación de la fijación biológica de nitrógeno de plantas no leguminosas con bacterias de vida libre, y plantas leguminosas, interactuando con las bacterias mutualistas. En ambos casos las bacterias reciben como fuente de carbono de las plantas (CHO) y ellas proveen de nitrógeno combinado (NH_4^+) que se obtiene de FBN.

Fuente: Molina-Romero *et al.*, (2015).

Posteriormente, el complejo nitrogenasa es codificado por los genes *nif* que son los responsables de codificar las enzimas involucradas en la fijación de nitrógeno atmosférico. La falta de nitrógeno alrededor de las raíces y la concentración de oxígeno (O_2) son los inductores de la expresión de estos genes (Marroquí *et al.*, 2001), otorgando la capacidad de crecer bajo condiciones con escasez de nitrógeno.

Solubilización de fosfato

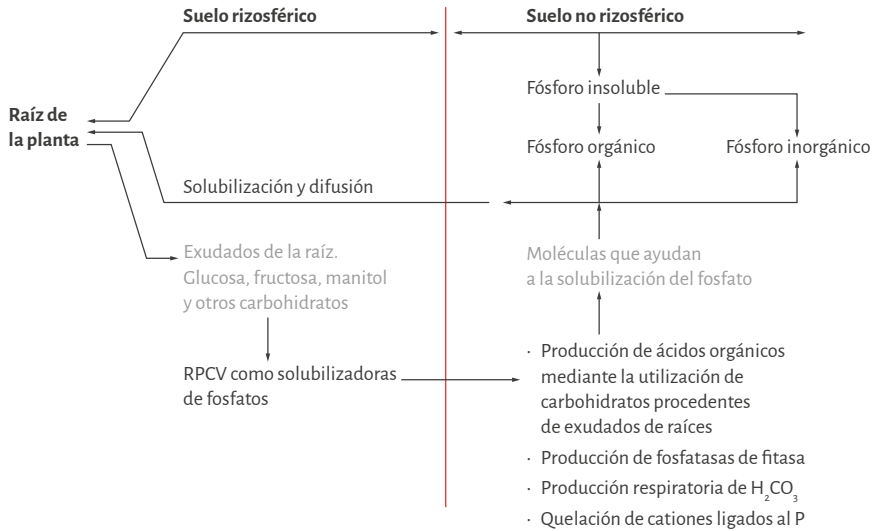
El fósforo (P) es el segundo mineral después del nitrógeno que más limita el crecimiento de las plantas terrestres. Dentro de las funciones que le han sido atribuidas se encuentra la transferencia de energía que está involucrada en procesos metabólicos y de fotosíntesis (Billah *et al.*, 2019). Irónicamente, los suelos tienen grandes reservas de fósforo, pero las cantidades disponibles para las plantas son generalmente muy pequeñas (Stevenson y Cole, 1999), por lo que es necesario el uso de fertilizantes

comerciales para cumplir con los requerimientos nutricionales (Pereira y Castro, 2014). Esta baja disponibilidad de fósforo se debe a que este nutriente se encuentra en el suelo en formas insolubles y las plantas solo pueden absorber las formas solubles (fosfato monobásico $\text{H}_2\text{PO}_4\text{-1}$ y dibásico $\text{HPO}_4\text{-2}$) (Jha *et al.*, 2012; Jha y Saraf, 2015).

Las bacterias solubilizadoras de fosfato son abundantes en la rizósfera facilitando la conversión de las formas insolubles a formas disponibles para las plantas por medio de la modificación del pH del suelo, ello a causa de la secreción de ácidos orgánicos como el ácido glucónico, acético, láctico, málico, succínico, tartárico, 2-cetoglucónico, oxálico y cítrico. Dicha secreción es producida por parte de los microorganismos debido al metabolismo del azúcar de los exudados de las raíces (Goswani *et al.*, 2014; Goswani *et al.*, 2014). Estos ácidos orgánicos son capaces de quelar el fósforo disponible en el suelo y de utilizar los radicales hidroxilo y carboxilo (Vyas y Gulati, 2009). Así mismo, las bacterias utilizan enzimas como las fosfatasas-catalizadoras de la hidrólisis de ésteres fosofricos-fitasas y C-P liasas.

Dentro de las especies solubilizadoras de fosfatos encontramos: *Azotobacter*, *Burkholderia*, *Enterobacter*, *Microbacterium*, *Serratia*, *Burkholderia* y *Beijerinckia* (Kalayu, 2019), *Rhizobium*, *Pseudomonas* y *Bacillus* (Umar *et al.*, 2020). Es importante resaltar que la reducción del 50 % de la aplicación de fertilizantes con P puede lograrse con el uso combinado de microorganismos solubilizadores, lo cual es un enfoque eficaz y sostenible para mejorar la disponibilidad de P en las plantas y que estas no sean dependientes de los fertilizantes sintéticos (Figura 25).

Figura 25
Representación esquemática de la solubilización del fósforo del suelo por PGPR



Nota: Representación esquemática de la solubilización del fósforo del suelo por PGPR (Goswami et al., 2016).

Fuente: Chamorro (2022).

Producción de fitohormonas

Las fitohormonas son moléculas orgánicas que ayudan al crecimiento y desarrollo vegetal (Damam *et al.*, 2016), las cuales son sintetizadas en diferentes estructuras de la planta y exhiben diferentes efectos específicos sobre la fisiología vegetal como el incremento del volumen radicular y el aumento de la tasa de respiración de la planta hospedera para, en consecuencia, generar una mayor absorción de nutrientes y minerales (Fibach-Paldi *et al.*, 2012). Las bacterias rizoféricas poseen el potencial para producir fitohormonas como las auxinas, giberelinas, citoquinas, el etileno y el ácido abscísico.

El ácido-indol-3-acético (AIA) es la auxina producida por las rizobacterias que afectan, principalmente, a las raíces, aumentando su peso, tamaño, número de ramificaciones

y el contacto con la superficie del suelo. Todos estos cambios se llevan a cabo con el fin de sondear el suelo en búsqueda de nutrientes para mejorar la reserva y la capacidad de crecimiento de la planta (Gutiérrez-Mañero *et al.*, 2001; Solano *et al.*, 2008; Goswami *et al.*, 2016). Las bacterias RPCV asociados a plantas sintetizan el AIA a través de vías independientes y dependientes de L-triptófano. Este compuesto es secretado en los exudados de las raíces y es utilizado en la mayoría de las bacterias como un precursor de la producción de AIA. En contraposición, *Azospirillum brasilense* es uno de los microorganismos que ha sido estudiado y que utiliza la vía independiente del L-triptófano para la producción del 90 % del AIA y el 10 % restante se produce utilizando L-triptófano (Spaepen *et al.*, 2007; Jha y Saraf, 2015).

Un estudio realizado por Muhammad *et al.* (2021) reporta a *Bacillus cereus* con capacidad de estimular el crecimiento de las raíces de las plántulas de palma aceitera y en asocio con *Trichoderma asperellum* contribuyen al aumento de las partes aéreas, complementando entre sí su capacidad de producir ácido indol acético (AIA) y de solubilizar fosfatos y sideróforos.

Otra clase de hormonas que juegan un papel importante en el desarrollo de las plantas y que influyen en las respuestas al estrés son las giberelinas (Syta *et al.*, 2019), las cuales pueden estimular el crecimiento de los tallos, inducir la brotación de yemas y al desarrollo de frutos (floración) e interrumpir el periodo de latencia en las semillas (Camelo *et al.*, 2011). A su vez, las bacterias simbióticas que existen en los nódulos de las leguminosas son capaces de producir giberelinas, pero en concentraciones muy bajas; solo dos especies han sido reportadas como productoras de giberelinas: *Bacillus pumilus* y *Bacillus licheniformis* (Jha y Saraf, 2015). Actualmente, se ha notificado la actividad por diversas especies de RPCV productoras de giberelinas, como: *Azotobacter spp.*, *Bacillus pumilus*, *B. licheniformis*, *Herbaspirillum seropedicea*, *Leifsonia xyli*, *Pseudomonas spp.*, *Rhizobium meliloti* y *R. phaseoli* (Molina-Romero *et al.*, 2015).

Finalmente, las citoquinas son producidas por muchas RPCV que promueven la división de las células vegetales en los cultivos y participa en varios procesos de diferenciación como la formación de brotes, el crecimiento de raíces primarias y la formación de callos (Jha y Saraf, 2015). Como ejemplo de estas rizobacterias se ha reportado a *Arthrobacter giacomelloi*, *Azospirillum brasilense*, *Bradyrhizobium japonicum*, *Bacillus licheniformis*; *Paenibacillus polymyxa* en trigo; *Pseudomonas fluorescens* en soya y *Rhizobium leguminosarum* en lechuga (Vacheron *et al.*, 2013).

Mecanismos Indirecta de RPCV

Producción de antibióticos

Las rizobacterias ayudan al crecimiento vegetal indirectamente a través de la protección de las plantas frente al ataque de patógenos (nematodos, bacterias, hongos e insectos). La capacidad de las bacterias rizoféricas para inhibir patógenos de cultivos está asociada a la capacidad de producir uno o más antibióticos (Glick *et al.*, 2007) o de la secreción de moléculas de amplio espectro (Molina-Romero *et al.*, 2015). El mecanismo de acción de estos metabolitos incluye la inhibición de la síntesis de la pared celular, la desestabilización estructural de la membrana celular y la inhibición de la formación del complejo de iniciación de la traducción de los fitopatógenos (Beneduzi *et al.*, 2012). Las rizobacterias que han sido estudiadas incluyen una amplia variedad de antibióticos: amfisina, 2,4-diacetilfloroglucinol (DAPG), oomicina-A, fenazina, piroluteorina, pirrolnitrina, tensina, oligomicina A, kanosamina, zwittermicina A y xantobaccina (Odoh, 2017).

Las rizobacterias sintetizan compuestos volátiles utilizados para el control de fitopatógenos. Uno de los compuestos caracterizados es el ácido cianhídrico (HCN), el cual presenta un amplio espectro de actividades antibióticas debido a su mecanismo de inhibir la citocromo-c oxidasa y otras metaloenzimas (Haas y Défago, 2005; Gross y Loper, 2009).

Resistencia sistémica inducida (RSI)

Las bacterias RPCV proporcionan una estrategia para inducir respuestas defensivas en las plantas por periodos de tiempo prolongados y mantienen la planta en estado de alerta, tanto en partes distantes como en las no afectadas (Chaturvedi y Paul Khurana, 2018). La resistencia sistémica inducida (RSI) es el producto del reconocimiento de un patógeno específico por receptores de las plantas (Pieterse *et al.*, 2014; Abbas *et al.*, 2018), no obstante, en su mayoría, el carácter no es definido, lo que ayuda al aumento en el nivel de la resistencia basal ante el ataque de múltiples patógenos simultáneamente, y esto es beneficioso en condiciones naturales (Van Loon y Bakker, 2006 ; Thakker *et al.*, 2011; Thakker *et al.*, 2007). Esta respuesta de señalización es dependiente del ácido jasmónico y del etileno presente en la planta, las cuales al ser acumuladas inducen un cambio a nivel sistémico por la

activación de los mecanismos de defensa, como la producción de fitoalexinas, el reforzamiento de la pared celular, la formación de proteínas relacionadas con la patogénesis y la producción de biosurfactantes (Sunnar *et al.*, 2015).

La RSI puede ser inducida por una gran variedad de microorganismos que incluyen bacterias grampositivas, como *B. altitudinis*, *B. amyloliquefaciens*, *B. cereus*, *B. mycoide*, *B. pasteurii*, *B. pumilus* y *B. sphaericus*; o bacterias gramnegativas pertenecientes a los géneros *Pseudomonas*, *P. fluorescens*, *P. putida* y *P. aeruginosa*. En suma, puede ser inducida por enterobacterias como *Serratia e. g.*, *S. marcesens*, *S. plymuthica*, así como *Pantoea agglomerans*. Estos último a través de la generación de diversos metabolitos, entre los cuales destacan: AS, lipopolisacáridos (LPS), sideróforos, lipopéptidos cíclicos, 2,4-diacetilfloroglucinol, lactonas homoserinas y compuestos volátiles como acetoin y 2,3-butanediol (Molina-Romero *et al.*, 2015).

Producción de ácido 1-aminociclopropano-1-carboxílico desaminasa

El etileno es una hormona esencial, producida endógenamente, que se genera de forma natural en las plantas para el crecimiento y la senescencia de las plantas, flores y frutos. Esta induce cambios fisiológicos importantes en la planta, ya que sirve como molécula señalizadora que activa la transcripción de varios genes asociados al éxito reproductivo y a la longevidad de órganos, regulando la vida útil de las plantas (Barnawal *et al.*, 2017). Sin embargo, cuando la planta está expuesta drásticamente a condiciones de estrés abiótico, los niveles de etileno aumentan teniendo un efecto perjudicial. (Etesami *et al.*, 2015; Jha y Saraf, 2015).

Las RPCV han sido reportadas como productoras de la enzima de origen microbiano 1- aminociclopropano-carboxilato deaminasa (ACC), clave en el metabolismo de α -ketobutirato y amoniaco, ya que disminuyen los altos niveles de etileno en las plantas hospederas, brindándoles resistencia frente a diversos tipos de estrés (Glick, 2014). Esta hormona está ampliamente distribuida en los géneros *Achromobacter sp*, *Alcaligenes sp*, *Azospirillum sp*, *Bacillus sp*, *Burkholderia sp* (Onofre-Lemus *et al.*, 2009), *Rhizobium*, *Rhodococcus*; así como en *Klepsiella oxytoca*, *Methylobacterium fujisawaense*, *Pseudomonas putida* y *Sinorhizobium meliloti* (Jorquera *et al.*, 2012). A su vez, un estudio realizado por Pramanik *et al.* (2018) reporta a las rizobacterias como capaces de resistir metales pesados (cadmio, plomo, arsénico, níquel y mercurio), promoviendo el crecimiento de plantas por medio de la solubilización de fosfatos, la producción de AIA, ACC desaminasa y la fijación de nitrógeno.

Producción de exopolisacaridos

Sushanto *et al.* (2018) plantea, tal como se observa en detalle en la Tabla 2, que:

Los exopolisacaridos (EPS) son polímeros biodegradables de alto peso molecular formado por residuos de monosacáridos y sus derivados biosintetizados por bacterias, plantas y algas (Sanlibaba y Cakmak, 2016). Estudios realizados por Naseem *et al.* (2018) indican que las RPCV productoras de EPS son capaces de mantener mayor contenido de humedad del suelo y crecimiento de las plantas en suelos muy secos, ya que este compuesto forma alrededor de las raíces una rizovaina que protege a las raíces de la desecación durante épocas secas; así mismo, los EPS permiten la agregación microbiana, interacción planta-microorganismo y biorremediación. Las rizobacterias que producen EPS reportadas son *Rhizobium leguminosarum*, *Azotobacter vinelandii*, *Bacillus drentensis*, *Enterobacter cloacae*, *Agrobacterium sp.*, *Xanthomonas sp.* Y *Rhizobiums p.*, que tienen un papel importante en el aumento de la fertilidad del suelo y contribuyen a la agricultura sostenible (Mahmood *et al.*, 2016) (p. 136).

Tabla 2. Rizobacterias promotoras del crecimiento vegetal y su aplicación en el crecimiento y desarrollo vegetal (Gouda *et al.*, 2018).

Nombre del microbio	Planta fuente/huésped	Usos	Referencias
<i>Azospirillum brasileense</i>	<i>Festuca arundinacea</i>	Aumentar la tolerancia de las plantas a los hidrocarburos aromáticos policíclicos	Orlandini <i>et al.</i> (2014)
<i>zospirillum brasileense</i>	<i>Saccharum officinarum</i>	Alterar la arquitectura de las raíces de las plantas aumentando la formación de raíces laterales y adventicias y pelos radiculares	Orlandini <i>et al.</i> (2014)
<i>Azospirillum brasileense</i> y <i>Bradyrhizobium japonicum</i>	<i>Zea mays</i> , <i>Glicina max</i>	Sintetizar ácido indolacético en concentraciones adecuadas para inducir cambios morfológicos y promover el crecimiento.	Orlandini <i>et al.</i> (2014)
<i>Azotobacter chroococcum</i>	<i>Brassica juncea</i>	Crecimiento vegetal estimulado	Narozna <i>et al.</i> (2014) , Orlandini <i>et al.</i> (2014)

<i>Bacilo amyloliquefaciens</i>	<i>Solanum lycopersicum</i>	Prevenir el virus de la muda del tomate	Oteino <i>et al.</i> (2015)
<i>Bacillus circulans</i> , <i>Cladosporium herbarum</i>	<i>Vigna radiata</i>	Solubilización de fosfato	Oteino <i>et al.</i> (2015)
<i>Bacilo licheniformis</i>	<i>Piper negro</i>	Protección contra <i>Myzus persicae</i>	Ajithkumar <i>et al.</i> (2015)
<i>Bacilo megaterium</i>	<i>Camellia sinensis</i>	Solubilización de fosfato	Stefanescu (2015)
<i>Pseudomonas fluorescens</i>	<i>Triticum aestivum</i> <i>Hordeum vulgare</i>	Ayuda a prevenir <i>Fusarium culmorum</i>	Santoró <i>et al.</i> (2016)
<i>Pseudomonas fluorescens</i>	<i>Faseolus vulgaris</i>	Prevenir la plaga de halo	Ramadán <i>et al.</i> (2016)

Fuente: (Gouda *et al.*, 2018).

Los efectos beneficiosos, descritos anteriormente, de las bacterias rizosféricas promotoras de crecimiento vegetal tienen un potencial agrobiotecnológico para la producción de biofertilizantes (Saravanan *et al.*, 2008), fitoestimulantes, agentes de control biológico (Ortíz-Castro *et al.*, 2009; Marín-Cevada *et al.*, 2012), entre otras. Estas bacterias ayudan a la adaptación y productividad de las especies vegetales mediante la absorción de nutrientes y el desarrollo de la planta, disminuyendo el uso de fertilizantes sintéticos y de pesticidas para el control de patógenos, puesto que su uso inadecuado ha provocado la contaminación de los suelos agrícolas por su carácter tóxico. Así, la aplicación de herramientas y técnicas modernas como el uso de RPCV puede ser clave en la agricultura sostenible y amigable con el medioambiente, ya que su utilidad no requiere de fuentes de energías para sus condiciones *in vivo*, manteniendo la estructura de los suelos saludables. Además, la mayoría de los inoculantes bacterianos cuenta con más de un mecanismo de promoción vegetal, ejerciendo beneficios, tanto de forma directa como indirecta, sobre las plantas, regulando los mecanismos de defensa contra diversos factores bióticos y abióticos, disminuyendo la contaminación ambiental y reduciendo los costos de producción agrícola. En algunas empresas, múltiples cepas ya se están formulando y comercializando como, por ejemplo, *Pseudomonas aureofaciens* por Ecosoil, utilizada contra la mancha dólar. Así mismo, la cepa *Streptomyces griseoviridis*, comercializada por AgBio para la inhibición de *Fusarium spp.*, *Alternaria*

brassicola, *Phomopsis spp.*, *Botrytis spp.*, *Pythium spp.* y *Phytophthora spp.*, ya que estas causan enfermedades de semillas, raíces, tallos y marchitez de cultivos ornamentales y vegetales (Goswami *et al.*, 2016). Sin embargo, se necesitan más estudios asociados a la interacción entre microorganismos y plantas, así como educar a los agricultores sobre la aplicación de los microorganismos que ayudan a la conservación de los recursos y a mantener la sostenibilidad ambiental.

Conclusión

El ecosistema en los Montes de María, objeto de este proyecto, pertenece a la zona de vida de bosque seco tropical, con recursos hídricos y cuerpos acuáticos como ciénagas, lagunas y aguas subterráneas, así como playas marinas que albergan una gran diversidad de fauna. No obstante, esta área ha sido afectada por la deforestación, ocasionando problemas como deslizamientos, erosión de suelos y deterioro del hábitat. Por otra parte, la fertilidad en la subregión es variada, predominando en niveles moderados debido a la cantidad media de nutrientes, la profundidad de los suelos, la alta pedregosidad y su excesivo drenaje. Las malas prácticas agrícolas han hecho que el suelo como recurso y como medio de múltiples microorganismos benéficos haya perdido esos agentes naturales que de manera gratuita aportan y promueven procesos biogeoquímicos naturales importantes para su preservación. Algunas de estas prácticas negativas son: el manejo inadecuado del suelo, los desaciertos en la planeación agrícola como el monocultivo, la poca incorporación de materia orgánica, la erosión del suelo, los deficientes planes de fertilización y el uso inadecuado de agroquímicos, entre otras.

En definitiva, las prácticas de la agricultura convencional están contribuyendo al cambio climático debido al uso excesivo de combustibles fósiles, maquinaria agrícola, fertilizantes y abonos químicos. Estos productos generan gases de efecto invernadero que agravan el problema, ya que no solo se pone en riesgo la seguridad alimentaria, sino también incrementando el daño ambiental. Además, la actividad microbiana del suelo y sus beneficios se ven fuertemente afectados por las prácticas agrícolas intensivas no sostenibles y las condiciones climáticas, lo que provoca modificaciones en las características del suelo a nivel físico, químico y biológico. De

esta manera, el desequilibrio en las comunidades microbianas del suelo desencadena en procesos de degradación biológica que reducen el rendimiento y la calidad de los cultivos al aumentar su vulnerabilidad ante diversos tipos de estrés y limitar su capacidad para proporcionar sus principales servicios ecosistémicos.

Uno de los grandes retos a los que se enfrentará la sociedad a nivel mundial en los próximos años es, sin duda, construir un futuro sostenible. Esto implica satisfacer de las necesidades actuales sin comprometer la capacidad de las generaciones futuras de satisfacer las suyas, garantizando el equilibrio entre el crecimiento económico, el cuidado del medioambiente y el bienestar social. En este sentido, el sector agroalimentario es uno de los sectores cruciales en el cumplimiento de los Objetivos de Desarrollo Sostenible (ODS) de las Naciones Unidas.

Gran parte de las investigaciones actuales se enfocan en utilizar organismos nativos de una determinada región o localidad con el objetivo de observar cómo interactúan con sus hospedadores y cómo contribuyen a su crecimiento. Los Montes de María se caracterizan por ser una zona rica en diversidad de cultivos, como yuca, ñame, plátano y, principalmente, aguacate. Sin embargo, estos cultivos están siendo afectados por patógenos que limitan su producción, lo que conlleva a ingresos económicos reducidos por la venta de los productos, o que dicha ganancia sea invertida en la compra de agroquímicos con el fin de combatir las enfermedades.

De los resultados de las diferentes actividades en el marco del proyecto, se encontró una alta diversidad de hongos formadores de micorrizas arbusculares de *Trichoderma spp.*; bacterias rizosféricas asociadas a la rizósfera de plántulas de aguacate.

Asimismo, los estudios realizados con microorganismos en los Montes de María han revelado la presencia de especies de *Trichoderma harzianum*, *T. atroviride*, *T. koningiopsis*, *T. viride* y *T. longibrachiatum*. Estas especies pueden ser bioaumentadas a bajo costo mediante el uso de arroz precocido o harina que luego son aplicados en los cultivos de esta subregión, con el fin de mejorar su rendimiento y controlar las enfermedades endémicas en los municipios de Chalán y Ovejas.

En suma, se observaron respuestas positivas en el crecimiento y la fisiología de las plantas de aguacate y maíz tras la inoculación con esporas nativas de hongos micorrízicos arbusculares (HMA) aisladas de la rizósfera de plantas de aguacates. Así, estos hongos, asociados naturalmente a este cultivo, fueron aislados y

multiplicados bajo los parámetros establecidos. Es importante destacar que la inoculación con HMA demostró mejorar las condiciones fenotípicas de las plantas de maíz, mostrando efectos muy positivos en los cultivos.

Finalmente, se identificaron bacterias con capacidades promotoras del crecimiento vegetal por medio del aislamiento de las especies *Burkholderia cepacia*, *Pseudomonas aureginosa*, *Burkholderia cepacea*, *Bacillus cereus* y *Bacillus megaterium* de suelos del corregimiento Salitral, Ovejas (Montes de María), departamento de Sucre, Colombia. Estas cuentan con la capacidad de producir sideróforos, ACC desaminasa, fijar de nitrógeno y solubilizar de fosfatos, siendo así, un claro ejemplo de microorganismos con promoción de crecimiento vegetal.

Referencias

- Abad, P., Gouzy, J., Aury, J. M., Castagnone-Sereno, P., Danchin, E. G., Deleury, E. y Wincker, P. (2008). Genome sequence of the metazoan plant-parasitic nematode *Meloidogyne incognita*. *Nature biotechnology*, 26(8), 909-915. <https://doi.org/10.1038/nbt.1482>
- Abbas, T., Zahir, Z. A., Naveed, M. y Kremer, R. J. (2018). Limitations of existing weed control practices necessitate development of alternative techniques based on biological approaches. In *Advances in Agronomy*, 147, 239-280. <https://doi.org/10.1016/bs.agron.2017.10.005>
- Acevedo-Navas, C. (2012). *Los Montes de María: Región, conflicto armado y desarrollo productivo*. Universidad del Norte.
- Acosta M., L. E., García R., O. I. y Mendoza H., D. (2008). Hacerlo amanecer: una experiencia participativa en la construcción de procesos de etnodesarrollo con pueblos indígenas en la Amazonía colombiana. *Revista Colombiana Amazónica*, 1, 155-173.
- Acurio V., R. D. y España I., C. K. (2017). Aislamiento, caracterización y evaluación de *Trichoderma spp.* como promotor de crecimiento vegetal en pasturas de raygrass (*Lolium perenne*) y trébol blanco (*trifolium repens*). *La Granja. Revista de Ciencias de la Vida*, 25(1), 53-61. <http://dx.doi.org/10.17163/lgr.n25.2017.05>
- Aguilera-Díaz, M., Reina-Aranza, Y., Orozco-Gallo, A., Yabrudy Vega, J. y Barcos-Robles, R. (2013). *Ensayos sobre Economía Regional*. Banco de la República.
- Ahmad, R. Z., Sidi, B. B., Endrawati, D., Ekawasti, F. y Chaerani, C. (2019). *Paecilomyces lilacinus* and *P.variotii* as a predator of nematode and trematode eggs. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*, 299(1), 1-8.

- Ajithkumar, D. S., Vidhya, A. K., Ragunathan, R. y Johney, J. (2015). Production and purification and characterization of streptokinase using *Bacillus licheniformis* under solid state fermentation. *Journal of Global Biosciences*, 4(7), 2703-2712.
- Alarcón, A. y Ferrera-Cerrato, R. (2000). Biofertilizantes: importancia y utilización en la agricultura. *Agricultura Técnica en México*, 26(2), 191-203.
- Ali, M. A., Naveed, M., Mustafa, A. y Abbas, A. (2017). The good, the bad, and the ugly of rhizosphere microbiome. En Kumar, V., Kumar, M., Sharma, S., Prasad, R. (Eds) *Probiotics and plant health* (pp. 253-290). https://doi.org/10.1007/978-981-10-3473-2_11
- Alvarado, V. (2017). *Efecto de microorganismos benéficos en el crecimiento y desarrollo de plántulas de aguacate (Persea americana Mill.) para los valles interandinos del Ecuador*. (Monografía). <https://dspace.udla.edu.ec/bitstream/33000/7488/1/UDLA-EC-TIAG-2017-15.pdf>
- Anastasiadis, I. A., Giannakou, I. O., Prophetou-Athanasiadou, D. A. y Gowen, S. R. (2008). The combined effect of the application of a biocontrol agent *Paecilomyces lilacinus*, with various practices for the control of root-knot nematodes. *Crop Protection*, 27(3-5), 352-361.
- Angelard C., Colard A., Niculita-Hirzel H, Croll D. y Sanders IR. (2010). Segregation in a mycorrhizal fungus alters rice growth and symbiosis-specific gene transcription. *Current biology*, 20(13), 1216-1221. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2010.05.031>
- Antoun, H. y Prévost, D. (2006). Ecology of plant growth promoting rhizobacteria. En Siddiqui, Z. A. (Eds) *PGPR: biocontrol and biofertilization* (pp. 1-38). Springer. https://doi.org/10.1007/1-4020-4152-7_1
- Avilán, L., Leal F. y Batista D. (1997). *El Aguacatero. Principios y técnicas de producción*. Espasande Editores S.R.L.
- Bader, A. N., Salerno, G. L., Covacevich, F. y Consolo, V. F. (2020). Native *Trichoderma harzianum* strains from Argentina produce indole-3 acetic acid and phosphorus solubilization, promote growth and control wilt disease on tomato (*Solanum lycopersicum* L.). *Journal of King Saud University-Science*, 32(1), 867-873.
- Bago, B., Azcón-Aguilar, C., Goulet, A. y Piché, Y. (1998). Branched absorbing structures (bas): A feature of the extraradical mycelium of symbiotic arbuscular mycorrhizal fungi. *The New Phytologist*, 139(2), 375-388.
- Barea, J. M. y P. Jeffries. (1995). Arbuscular mycorrhizas in sustainable soil-plant systems. En Varma, A. y Hock, B. (Eds) *Mycorrhiza*. (pp. 521-560). Springer. http://dx.doi.org/10.1007/978-3-662-08897-5_23

- Bárcenas, O., Varela, F., Carreón, A., Lara, C., González, C. y Aguirre, P. (2006). Estudios sobre hongos micorrizógenos arbusculares en huertos de aguacate *Persea americana* mill. (Ranales: Lauraceas). En *Memoria del XXIX Congreso Nacional de Control Biológico*. SMCB. Manzanillo, Col. p 1-5.
- Barnawal, D., Pandey, S. S., Bharti, N., Pandey, A., Ray, T., Singh, S., & Kalra, A. (2017). ACC deaminase-containing plant growth-promoting rhizobacteria protect *Papaver somniferum* from downy mildew. *Journal of applied microbiology*, 122(5), 1286-1298. <https://doi.org/10.1111/jam.13417>
- Barnett, H. L. y Hunter, B. B. (1972). *Illustrated genera of imperfect fungi*. Amer Phytopathological Society.
- Barreño F. (2014). Estado actual y perspectivas de la cadena del aguacate en Colombia. Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural, Republica de Colombia.
- Barrera, S. E. (2009). El uso de hongos micorrizicos arbusculares como una alternativa para la agricultura. *Facultad de Ciencias Agropecuarias*, 7(1), 123-132. <https://revistas.unicauca.edu.co/index.php/biotecnologia/article/view/706>
- Baum, C. y Makeschin, F. (2000). Effects of nitrogen and phosphorus fertilization on mycorrhizal formation of two poplar clones (*Populus trichocarpa* and *p. Tremula x tremuloides*). *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 163(5), 491-497. [https://doi.org/10.1002/1522-2624\(200010\)163:5<491::AID-JPLN491>3.0.CO;2-3](https://doi.org/10.1002/1522-2624(200010)163:5<491::AID-JPLN491>3.0.CO;2-3)
- Bechtold, U. y Field, B. (2018). Molecular mechanisms controlling plant growth during abiotic stress. *Journal of Experimental Botany*, 69(11), 2753-2758. <https://doi.org/10.1093/jxb/ery157>
- Beneduzi, A., Ambrosini, A. y Passaglia, L. M. (2012). Plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR): their potential as antagonists and biocontrol agents. *Genetics and molecular biology*, 35(4), 1044-1051. <https://doi.org/10.1590/S1415-47572012000600020>
- Bennett, H. Y. y Shah, S. P. (2022). A case of non-traumatic *Purpureocillium lilacinum* (*Paecilomyces lilacinus*) endophthalmitis in a child. *American Journal of Ophthalmology Case Reports*, 26(101375). <https://doi.org/10.1016/j.ajoc.2022.101375>
- Bernal, J. A. y Díaz, C. A. (2008) Generalidades del cultivo de aguacate. En J. Bernal y C. Díaz (Eds.), *Tecnología para el cultivo del aguacate* (pp. 11-85). Corporación Colombiana de investigación Agropecuaria, CORPOICA.
- Berruti, A., Lumini, E., Balestrini, R. & Bianciotto, V. (2015). Arbuscular Mycorrhizal Fungi as Natural Biofertilizers: Let's Benefit from Past Successes. *Frontiers in Microbiology*, 6(1559), 1-13. <http://doi.org/10.3389/fmicb.2015.01559>

- Bethlenfalvay, G. J. (1993). Mycorrhizae in the agricultural plant-soil system. *Symbiosis*, 14(1992), 413-425.
- Bhattacharyya, P. N. y Jha, D. K. (2012). Plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR): emergence in agriculture. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 28(4), 1327-1350. <https://doi.org/10.1007/s11274-011-0979-9>
- Billah, M., Khan, M., Bano, A., Hassan, T. U., Munir, A. y Gurmani, A. R. (2019). Phosphorus and phosphate solubilizing bacteria: Keys for sustainable agriculture. *Geomicrobiology Journal*, 36(10), 904-916. <https://doi.org/10.1080/01490451.2019.1654043>
- Błaszczuk, L., Popiel, D., Chełkowski, J., Koczyk, G., Samuels, G. J., Sobieralski, K. y Siwulski, M. (2011). Species diversity of *Trichoderma* in Poland. *Journal of applied genetics*, 52, 233-243. <https://doi.org/10.1007/s13353-011-0039-z>
- Bocchetto, R. M., Gauna, D. H., Bravo, G. C., González, C. B., Rearte, M., Molina T., L., Hilbert, J. A., Eisenberg, P., Lecuona, R. E., Taraborrelli, D. S., Papagno, S. G. y Vaudagna, S. R. (2020). Bioeconomía del Norte Argentino: situación actual, potencialidades y futuros posibles. Proyecto “Bioeconomía Argentina: Construyendo un Futuro Inteligente y Sustentable para el Norte Argentino 2030”. MINCyT – INTA – INTI – UNNE – UNSa – UNSE.
- Brand, D., Soccol, C., Sabu, A. y Roussos, S. (2010). Production of fungal biological control agents through solid state fermentation: a case study on *Paecilomyces lilacinus* against root-knot nematodes. *Micología Aplicada Internacional*, 22(1), 31-48.
- Bueno-Pallero, F. Á., Blanco-Pérez, R., Dionísio, L. y Campos-Herrera, R. (2018). Simultaneous exposure of nematophagous fungi, entomopathogenic nematodes and entomopathogenic fungi can modulate belowground insect pest control. *Journal of invertebrate pathology*, 154, 85-94. <https://doi.org/10.1016/j.jip.2018.04.004>
- Burbano, F.O. (2019). Sistemas agroforestales de aguacate antillano en Montes de María (Colombia): un modelo conceptual del sistema de producción. *Revista Chapingo, Serie horticultura*, 25(2), 76-102. <https://doi.org/10.5154/r.rchsh.2018.09.018>
- Busato, J. G., Ferrari, L. H., Chagas J., A. F., Da Silva, D. B., Dos Santos P., T. y Monteiro de Paula, A. (2020). *Trichoderma* strains accelerate maturation and increase available phosphorus during vermicomposting enriched with rock phosphate. *Journal of Applied Microbiology*, 130(4), 1208-1216. <https://doi.org/10.1111/jam.14847>
- Busquets, J. O., Sorribas, J. y Verdejo, S. (1994). Potencial reproductor del nematodo *Meloidogyne* en cultivos hortícolas. Investigación Agraria. *Producción y Protección Vegetales*, 9(3), 493-499.
- Camargo, D. y Ávila, E. (2014). Efecto del *Trichoderma sp.* sobre el crecimiento y desarrollo de la arveja (*Pisum sativum* L.). *Ciencia y Agricultura* 11(1). 91-100.

- Camelo, M., Vera, S. P. y Bonilla, R. R. (2011). Mecanismos de acción de las rizobacterias promotoras del crecimiento vegetal. *Ciencia & Tecnología Agropecuaria*, 12(2), 159-166. https://doi.org/10.21930/rcta.vol12_num2_art:227
- Carillo, P., Woo, S. L., Comite, E., El-Nakhel, C., Roupahel, Y., Fusco, G. M. y Vinale, F. (2020). Application of *Trichoderma harzianum*, 6-pentyl- α -pyrone and plant biopolymer formulations modulate plant metabolism and fruit quality of plum tomatoes. *Plants*, 9(6), 771. <https://doi.org/10.3390/plants9060771>
- Cedeño, T (2004). *Manual de Laboratorio para el Manejo de Hongos Entomopatógenos*. Centro Internacional de la Papa.
- Chanway, C.P. (2000). Inoculation of tree roots with plant growth promoting soil bacteria: An emerging technology for reforestation. *Forest Science*, 43(1), 99-111. <https://doi.org/10.1093/forestscience/43.1.99>
- Chaturvedi, S. y S. M. Paul Khurana. (2018). Induced systemic resistance. *J. Microbiol. Biotechnol*, 3, 1-2. 10.23880/oajmb-16000126
- Ciro, D., Rendon, K. y Navarro, R. (2006). Reconocimiento de la pudrición de raíces (Phytophthora cinnamomi) en aguacate (*Persea americana*) en Antioquia. *Revista Universidad Católica de Oriente*, 22, 41-51.
- Clark, B. L. (2004). Characterization of a Catechol-Type Siderophore and the Detection of a Possible Outer Membrane Receptor Protein from *Rhizobium leguminosarum* strain IARI 312. *Electronic Theses and Dissertations*. Paper 922. <https://dc.etsu.edu/etd/922>.
- Corredor, C. E., Fonseca, C. J. y Páez, B. E. (2012). Los servicios ecosistémicos de regulación: tendencias e impacto en el bienestar humano. *Revista de Investigación Agraria y Ambiental*, 3(1), 77-83. <http://hemeroteca.unad.edu.co/index.php/riaa/article/view/936/934>
- Corredor, H. y Gloria, A. (2001). Micorrizas arbusculares: Aplicación para el manejo sostenible de los agroecosistemas.
- Damam, M., Kaloori, K., Gaddam, B. y Kausar, R. (2016). Plant growth promoting substances (phytohormones) produced by rhizobacterial strains isolated from the rhizosphere of medicinal plants. *International Journal of Pharmaceutical Sciences Review and Research*, 37(1), 130-136.
- Dávila, L., y Hío, J. C. (2005). Evaluación de la actividad biocontroladora de *Arthrobotrys* sp. y *Paecilomyces* sp. sobre *Meloidogyne javanica* in vitro y bajo condiciones de invernadero en crisantemo (*Dendranthema grandiflora* Anderson). *Agronomía Colombiana*, 23(1), 91-101.

- Dawe, D. (2000). The potential role of biological nitrogen fixation in meeting future demand for rice and fertilizer. En J. K. Ladha and P. M. Reddy (Eds.) *The quest for nitrogen fixation in rice*, (pp. 1-9). International Rice Research Institute, Los Banos.
- De Freitas S., F. E., Sufiate, B. L. y de Queiroz, J. H. (2018). Nematophagous fungi: Far beyond the endoparasite, predator and ovicidal groups. *Agriculture and Natural Resources*, 52(1), 1-8. <https://doi.org/10.1016/j.anres.2018.05.010>
- De Souza, R.; Ambrosini, A. y Passaglia, L.M.P. (2015). Plant growth-promoting bacteria as inoculants in agricultural soils. *Genetics and Molecular Biology*, 38(4), 401-19. 10.1590/S1415-475738420150053.
- Dhayalan, V. y Sudalaimuthu, K. (2021). Plant growth promoting rhizobacteria in promoting sustainable agriculture. *Global Journal of Environmental Science and Management*, 7(3), 401-418. <https://doi.org/10.22034/GJESM.2021.03.06>
- Díaz, A., Alvarado, M., Alejandro, F. y Ortiz, F (2017). Uso de abono orgánico y micorriza arbuscular en la producción de repollo. *Revista Chapingo Serie Zonas Áridas*. 16(1), 15- 21. <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=455552312004>
- Díaz, R. (2021). El mercado mundial de aguacate: 60 años del liderazgo de México y su impacto en la próxima década. *The Anáhuac Journal*, 21(2), 12-49. <https://doi.org/10.36105/theanahuacjour.2021v21n2.01>
- Döbereiner, J. (1997). Biological nitrogen fixation in the tropics: social and economic contributions. *Soil Biology and Biochemistry*, 29(5-6), 771-774. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(96\)00226-X](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(96)00226-X)
- Dong, L., Huang, C., Huang, L., Li, X. y Zuo, Y. (2012). Screening plants resistant against *Meloidogyne incognita* and integrated management of plant resources for nematode control. *Crop Protection*, 33, 34-39. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2011.11.012>
- Elahi, E., Weijun, C., Zhang, H. y Nazeer, M. (2019). Agricultural intensification and damages to human health in relation to agrochemicals: Application of artificial intelligence. *Land use policy*, 83, 461-474. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2019.02.023>
- Entry, J. A., Rygielwicz, P. T., Watrud, L. S. y Donnelly, P. K. (2002). Influence of adverse soil conditions on the formation and function of arbuscular mycorrhizas. *Advances in Environmental Research* 7(1), 123-138. [https://doi.org/10.1016/S1093-0191\(01\)00109-5](https://doi.org/10.1016/S1093-0191(01)00109-5)
- United States Environmental Protection Agency [EPA]. (2005). *Pesticides*. Recuperado el 24 de 09 de 2015: <http://www.epa.gov/pesticides/alerts.htm>

- Etesami, H., Alikhani, H. A. y Mirseyed Hosseini, H. (2015). Indole-3-acetic acid and 1-aminocyclopropane-1-carboxylate deaminase: bacterial traits required in rhizosphere, rhizoplane and/or endophytic competence by beneficial bacteria. En Maheshwari, D. (Eds.) *Bacterial metabolites in sustainable agroecosystem*. Springer, Cham, 12, 183-258. https://doi.org/10.1007/978-3-319-24654-3_8
- Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura [FAO]. (2017). *El futuro de la alimentación y la agricultura: Tendencias y desafíos*. Recuperado el 03 de marzo de 2022: <http://www.fao.org/3/a-i6881s.pdf>.
- Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura [FAO]. (2017a). Food and Agriculture Organization of the United Nations. Towards zero hunger and sustainability. The FAO multipartner programme support mechanism. <http://www.fao.org/documents/card/es/c/fa6a801c-5bd4-4522-a2ff-bfbef1e56529>.
- Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura [FAO] (2017b). Servicios ecosistémicos y biodiversidad. <http://www.fao.org/ecosystem-services-biodiversity/background/regulating-services/es/>.
- Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura [FAO]. (2023c). Creando Cadenas de Valor Mundiales Responsables Para Frutas Tropicales y Sostenibles. Recuperado el 25 de mayo de 2023: <https://www.fao.org/3/cc5770es/cc5770es.pdf>
- Feng, S., Han, Y. y Qiu, H. (2021). Does crop insurance reduce pesticide usage? Evidence from China. *China Economic Review*, 69, 101679. <https://doi.org/10.1016/j.chieco.2021.101679>
- Fernández-Santillán, G., Cerna-Rebaza, L. y Chico-Ruiz, J. (2016). Eficacia de *Paecilomyces lilacinus* en el control de *Meloidogyne incognita* que ataca al cultivo de *Capsicum annum*, “pimiento piquillo”. *Fitosanidad*, 20(3), 109-119.
- Ferraz, C. M., Sobral, S. A., Senna, C. C., Junior, O. F., Moreira, T. F., Tobias, F. L. y Braga, F. R. (2019). Combined use of ivermectin, dimethyl sulfoxide, mineral oil and nematophagous fungi to control *Rhabditis spp.* *Veterinary Parasitology*, 275. <https://doi.org/10.1016/j.vetpar.2019.108924>
- Fibach-Paldi, S., Burdman, S. y Okon, Y. (2012). Key physiological properties contributing to rhizosphere adaptation and plant growth promotion abilities of *Azospirillum brasilense*. *FEMS Microbiology Letters*, 326(2), 99-108. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6968.2011.02407.x>
- Finlay, R. D. (2008). Ecological aspects of mycorrhizal symbiosis: With special emphasis on the functional diversity of interactions involving the extraradical mycelium. *Journal of experimental botany*, 59(5), 1115- 1126. <https://doi.org/10.1093/jxb/ern059>

- Fitter, A., Helgason, T. y Hodge, A. (2011). Nutritional exchanges in the arbuscular mycorrhizal symbiosis: Implications for sustainable agriculture. *Fungal Biology Reviews*, 25(1), 68-72. <https://doi.org/10.1016/j.fbr.2011.01.002>
- Fonseca, C., Muñoz, P. N. y Cleves L., J. (2011). El sistema de gestión de calidad: elemento para la competitividad y la sostenibilidad de la producción agropecuaria colombiana. *Revista De Investigación Agraria y Ambiental*, 2(1), 9-22. <https://doi.org/10.22490/21456453.909>
- Gañan, L., Bolaños, M.M. y Asakawa, N. (2011). Efecto de la micorrización sobre el crecimiento de plántulas de plátano en sustrato con y sin la presencia de nematodos fitoparasitos. *Acta Agronómica*. 60(4), 297-305.
- Gao, L. y Liu, X. (2009). A novel two-stage cultivation method to optimize carbon concentration and carbon-to-nitrogen ratio for sporulation of biocontrol fungi. *Folia Microbiológica*, 54(2), 142-146. <https://doi.org/10.1007/s12223-009-0021-x>
- García, O. I. y Acosta, L. E. (2009). Resguardos indígenas y conservación del medio ambiente: Particularidades de la Amazonía colombiana. *Revista Colombia Amazónica*, 4, 173-186.
- Garcia, K. y Zimmermann, S. D. (2014). The role of mycorrhizal associations in plant potassium nutrition. *Front Plant Sci*. 5(337). 10.3389/fpls.2014.00337
- Garzón, L. P. (2016). Importancia de las micorrizas arbusculares (MA) para un uso sostenible del suelo en la Amazonia colombiana. *Revista Luna Azul*, 42, 217-234. http://200.21.104.25/lunazul/index.php?option=com_content&view=article&id=136
- Ghosh, S. K., Banerjee, S. y Sengupta, C. (2017b). Bioassay, characterization and estimation of siderophores from some important antagonistic Fungi. *Journal of Biopesticides*, 10(2), 105-112. <https://doi.org/10.57182/jbiopestic.10.2.105-112>
- Ghosh, S. K., Bera, T. y Chakrabarty, A. M. (2020a). Microbial siderophore- a boon to agricultural sciences. *Biological Control*, 144, 104-214. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2020.104214>
- Glick, B. R. (2014). Bacteria with ACC deaminase can promote plant growth and help to feed the world. *Microbiological research*, 169(1), 30-39. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2013.09.009>
- Glick, B. R., Cheng, Z., Czarny, J. y Duan, J. (2007). Promotion of plant growth by ACC deaminase-producing soil bacteria. En P. A. H. M. Bakker, J. M. Raaijmakers, G. Bloemberg, M. Höfte, P. Lemanceau, B. M. Cooke (Eds.), *New perspectives and approaches in plant growth-promoting Rhizobacteria research*, (pp. 329-339). Springer.

- González, C. S., García, C. B. y Castillo, A. (2012). Efecto de controladores biológicos sobre el nematodo *Meloidogyne spp.* en lulo (*Solanum quitoense* Lam). *Revista de Ciencias Agrícolas*, 29(2), 81-92.
- Goswami, D., Dhandhukia, P., Patel, P. y Thakker, J. N. (2014). Screening of PGPR from saline desert of Kutch: growth promotion in *Arachis hypogaea* by *Bacillus licheniformis* A2. *Microbiological Research*, 169(1), 66-75. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2013.07.004>
- Goswami, D., Thakker, J. N. y Dhandhukia, P. C. (2016). Portraying mechanics of plant growth promoting rhizobacteria (PGPR): A review. *Cogent Food + Agriculture*, 2(1). <https://doi.org/10.1080/23311932.2015.1127500>
- Gouda, S., Kerry, R. G., Das, G., Paramithiotis, S., Shin, H. S. y Patra, J. K. (2018). Revitalization of plant growth promoting rhizobacteria for sustainable development in agriculture. *Microbiological research*, 206, 131-140. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2017.08.016>
- Gross, H. y Loper, J. E. (2009). Genomics of secondary metabolite production by *Pseudomonas spp.* *Natural product reports*, 26(11), 1408-1446. <https://doi.org/10.1039/B817075B>
- Grover, M., Bodhankar, S., Sharma, A., Sharma, P., Singh, J. y Nain, L. (2021). PGPR mediated alterations in root traits: Way toward sustainable crop production. *Frontiers in Sustainable Food Systems*, 4, 287. <https://doi.org/10.3389/fsufs.2020.618230>
- Guoweia, S., Man, H., Shikai, W. y He, C. (2011). Effect of some factors on production of cellulase by *Trichoderma reesei* HY07. *Procedia Environmental Sciences*, 8, 357-361. <https://doi.org/10.1016/j.proenv.2011.10.056>
- Gupta, G., S. Singh Parihar, N. Kumar Ahirwar, S. Kumar Snehi y V. Singh. (2015). Plant growth promoting rhizobacteria (PGPR): Current and future prospects for development of sustainable agriculture. *Microbiol. Biochem. Technol*, 7(2), 096-102. <https://doi.org/10.4172/1948-5948.1000188>.
- Gutiérrez-Mañero, F. J., Ramos-Solano, B., Probanza, A. N., Mehouchi, J., R. Tadeo, F. y Talon, M. (2001). The plant-growth-promoting rhizobacteria *Bacillus pumilus* and *Bacillus licheniformis* produce high amounts of physiologically active gibberellins. *Physiologia Plantarum*, 111(2), 206-211. <https://doi.org/10.1034/j.1399-3054.2001.1110211.x>
- Haas, D. y Défago, G. (2005). Biological control of soil-borne pathogens by fluorescent pseudomonads. *Nature reviews microbiology*, 3(4), 307-319. <https://doi.org/10.1038/nrmicro1129>

- Habte, M. y Osorio, N. (2001). *Arbuscular mycorrhizas: producing and applying arbuscular mycorrhizal inoculum*. College of Tropical Agriculture and Human Resources (CTAHR), University of Hawaii.
- Hamza, M. A., Lakhtar, H., Tazi, H., Moukhli, A., Fossati-Gaschnard, O., Miché, L. y Boubaker, H. (2017). Diversity of nematophagous fungi in Moroccan olive nurseries: Highlighting prey-predator interactions and efficient strains against root-knot nematodes. *Biological Control*, 114, 14-23. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2017.07.011>
- Hansen, V., Eriksen, J., Jensen, L. S., Thorup-Kristensen, K. y Magid, J. (2021). Towards integrated cover crop management: N, P and S release from aboveground and belowground residues. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 313, 107392. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2021.107392>
- Hardoim, P. R., Van Overbeek, L. S. y Van Elsas, J. D. (2008). Properties of bacterial endophytes and their proposed role in plant growth. *Trends in microbiology*, 16(10), 463-471. [10.1016/j.tim.2008.07.008](https://doi.org/10.1016/j.tim.2008.07.008)
- Harrington, T. C., Steimel, J., Workneh, F. y Yang, X. B. (2000). Molecular identification of fungi associated with vascular discoloration of soybean in the north central United States. *Plant Disease*, 84(1), 83-89. <https://doi.org/10.1094/PDIS.2000.84.1.83>
- Harrison, M. J. y van Buuren, M. L. (1995). A phosphate transporter from the mycorrhizal fungus *Glomus versiforme*. *Nature*, 378, 626-629. [10.1038/378626a0](https://doi.org/10.1038/378626a0).
- Herrera-Parra, E., Cristóbal-Alejo, J. y Ramos-Zapata, J. A. (2017). *Trichoderma* strains as growth promoters in *Capsicum annuum* and as biocontrol agents in *Meloidogyne incognita*. *Chilean Journal of Agricultural Research*, 77(4), 318-324. <http://dx.doi.org/10.4067/S0718-58392017000400318>
- Homthong, M., Kubera, A., Srihuttagam, M. y Hongtrakul, V. (2016). Isolation and characterization of chitinase from soil fungi, *Paecilomyces* sp. *Agriculture and Natural Resources*, 50(4), 232-242. <https://doi.org/10.1016/j.anres.2015.09.005>
- Hoyos-Carvajal, L. y Bissett, J. (2011). Biodiversity of *Trichoderma* in neotropics. En O. Grillo y G. Venora (Eds.), *The dynamical processes of biodiversity—Case studies of evolution and spatial distribution* (pp. 303-320). InTechOpen.
- Instituto Colombiano Agropecuario [ICA]. (2004). Por la cual se dictan disposiciones sobre el registro y control de los bioinsumos y extractos vegetales de uso agrícola en Colombia. [Resolución 375 de 2004]. Recuperado el 15 de junio de 2022: <https://repository.agrosavia.co/bitstream/handle/20.500.12324/34078/CB%20CAPITULO%2013%20-%20WEB.pdf?sequence=6>.

- Instituto Colombiano Agropecuario [ICA]. (2014). El ICA socializó los resultados del censo aguacatero en los Montes de María. Recuperado el 15 de junio de 2014: <http://www.ica.gov.co/Noticias/Pecuaria/2013-%281%29/El-ICA-socializo-losresultados-del-censo-aguacate.aspx>.
- Ijdo M, Schtickzelle N., Cranenbrouck S. y Declerck S. (2010). Do arbuscular mycorrhizal fungi with contrasting life-history strategies differ in their responses to repeated defoliation? *FEMS Microbiology Ecology*, 72, 114–122. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2009.00829.x>
- Infante, D., Martínez, B., González, N. y Reyes, Y. (2009). Mecanismos de acción de *Trichoderma* frente a hongos fitopatógenos. *Revista de protección vegetal*, 24(1), 14-21.
- Islam, W., Adnan, M., Shabbir, A., Naveed, H., Abubakar, Y. S., Qasim, M. y Ali, H. (2021). Insect-fungal-interactions: A detailed review on entomopathogenic fungi pathogenicity to combat insect pests. *Microbial Pathogenesis*, 159, 105122. <https://doi.org/10.1016/j.micpath.2021.105122>
- Ismail, M. A., Amin, M. A., Eid, A. M., Hassan, S. E. D., Mahgoub, H. A., Lashin, I. y Fouda, A. (2021). Comparative Study between exogenously applied plant growth hormones versus metabolites of microbial endophytes as plant growth-promoting for *Phaseolus vulgaris* L. *Cells*, 10(5), 1059. 10.3390/cells10051059
- Jacoby, R., Peukert, M., Succurro, A., Koprivova, A. y Kopriva, S. (2017). The role of soil microorganisms in plant mineral nutrition—current knowledge and future directions. *Frontiers in plant science*, 8, 1617. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01617>
- Jha, C. K. y Saraf, M. (2015). Plant growth promoting rhizobacteria (PGPR). *Journal of agriculture research and development*, 5(2), 0108-0119.
- Jha, C. K., Patel, B. y Saraf, M. (2012). Stimulation of the growth of *Jatropha curcas* by the plant growth promoting bacterium *Enterobacter cancerogenus* MSA2. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 28(3), 891-899. 10.1007/s11274-011-0886-0
- Jha, C. K., Patel, D., Rajendran, N. y Saraf, M. (2010). Combinatorial assessment on dominance and informative diversity of PGPR from rhizosphere of *Jatropha curcas* L. *Journal of Basic Microbiology*, 50(3), 211-217. <https://doi.org/10.1002/jobm.200900272>
- Jiang, J. y Erwin, D.C. (1990). Morphology, plasmolysis, and tetrazolium bromide stain as criteria for determining viability of *Phytophthora* oospores. *Mycologia* 82, 107–113. <https://doi.org/10.1080/00275514.1990.12025847>
- Johnson, N. C., Tilman, D. y Wedin, D. (1992). Plant and soil controls on mycorrhizal fungal communities. *Ecology*, 73(6):2034-2042. <https://doi.org/10.2307/1941453>

- Jorquera, M. A., Shaharoon, B., Nadeem, S. M., de la Luz Mora, M. y Crowley, D. E. (2012). Plant growth-promoting rhizobacteria associated with ancient clones of creosote bush (*Larrea tridentata*). *Microbial ecology*, 64(4), 1008-1017. [10.1007/s00248-012-0071-5](https://doi.org/10.1007/s00248-012-0071-5)
- Kalayu, G. (2019). Phosphate solubilizing microorganisms: promising approach as biofertilizers. *International Journal of Agronomy*, 2019. <https://doi.org/10.1155/2019/4917256>
- Karuri, H. (2022). Root and soil health management approaches for control of plant-parasitic nematodes in sub-Saharan Africa. *Crop Protection*, 152, 105841. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2021.105841>
- Kernaghan, G. (2005). Mycorrhizal diversity: Cause and effect. *Pedobiologia* 49(6), 511-520. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2005.05.007>
- Khan y Joergensen. (2009). Changes in microbial biomass and P fractions in biogenic household waste compost amended with inorganic P fertilizers. *Bioresource Technology*, 100(1), 303-309. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2008.06.002>
- Khan, N., Ali, S., Shahid, M. A., Mustafa, A., Sayyed, R. Z. y Curá, J. A. (2021). Insights into the Interactions among Roots, Rhizosphere, and Rhizobacteria for Improving Plant Growth and Tolerance to Abiotic Stresses: A Review. *Cells*, 10(6), 1551. <https://doi.org/10.3390/cells10061551>
- Kjøller, R. y Rosendahl, S. (2000). Effects of fungicides on arbuscular mycorrhizal fungi: Differential responses in alkaline phosphatase activity of external and internal hyphae. *Biology and Fertility of Soils*, 31(5), 361-365. <https://doi.org/10.1007/s003749900180>
- Klironomos, J. (2003). Variation in plant response to native and exotic arbuscular mycorrhizal fungi. *Ecology*, 84(9), 2292-2301. <https://doi.org/10.1890/02-0413>
- Lavaire, L. y Morazán, F. (2013). *Manual técnico del cultivo de aguacate en Honduras (Persea americana Mill)*. Programa Nacional de Desarrollo Agroalimentario de la Secretaría de Agricultura y Ganadería (SAG).
- Lehmann, A. y Rillig, M. C. (2015). Arbuscular mycorrhizal contribution to copper, manganese and iron nutrient concentrations in crops—A meta-analysis. *Soil Biology and Biochemistry*. 81, 147–158. [10.1016/j.soilbio.2014.11.013](https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.11.013).
- Lehmann, A., Veresoglou, S. D., Leifheit, E. F. y Rillig, M. C. (2014). Arbuscular mycorrhizal influence on zinc nutrition in crop plants—A meta-analysis. *Soil Biology and Biochemistry*, 69, 123-131. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2013.11.001>
- Li, H. Y., Wei, D. Q., Shen, M. y Zhou, Z. P. (2012). Endophytes and their role in phytoremediation. *Fungal Diversity*, 54(1), 11-18. <https://doi.org/10.1007/s13225-012-0165-x>

- Li, H., Yuan, K., Cao, A., Zhao, X. y Guo, L. (2022). The role of crop insurance in reducing pesticide use: Evidence from rice farmers in China. *Journal of Environmental Management*, 306, 114456. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2022.114456>
- Li, R. X., Cai, F., Pang, G., Shen, Q. R., Li, R. y Chen, W. (2015). Solubilisation of phosphate and micronutrients by *Trichoderma harzianum* and its relationship with the promotion of tomato plant growth. *PLoS One*, 10(6). 10.1371/journal.pone.0130081
- Lima, D.D.C., Dutra, A.S., Pontes, F.M y Bezerra, F.T.C (2014). Almacenamiento de semillas de girasol. *Revista Ciência Agronômica*, 45, 361-369.
- Lopes, P., Stürmer, S. L. y Siqueira, J. O. (2009). Occurrence and diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in trap cultures from soils under different land use systems in the Amazon, Brazil. *Brazilian Journal of Microbiology*, 40(1), 111-121. <https://doi.org/10.1590/S1517-83822009000100019>
- Lopes, F. A. C., Steindorff, A. S., Geraldine, A. M., Brandão, R. S., Monteiro, V. N., Júnior, M. L. y Silva, R. N. (2012). Biochemical and metabolic profiles of *Trichoderma* strains isolated from common bean crops in the Brazilian Cerrado, and potential antagonism against *Sclerotinia sclerotiorum*. *Fungal Biology*, 116(7), 815-824. <https://doi.org/10.1016/j.funbio.2012.04.015>
- López-Bucio J, Pelagio-Flores R y Herrera-Estrella A. (2015) *Trichoderma* as biostimulant: exploiting the multilevel properties of a plant beneficial fungus. *Scientia Horticulturae*, 196, 109-123. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2015.08.043>
- Lora, D. M. y Betancourt, C. A. (2010). Evaluación de los hongos *Beauveria bassiana*, *Metharhizium anisopliae* y *Paecilomyces lilacinus* en el control de *Meloidogyne spp.* en lulo *Solanum quitoense* y tomate de árbol *Solanum betacea*. *Fitosanidad*.
- Lovera, M. y Cuenca, G. (2007). Diversidad de hongos micorrízicos arbusculares (hma) y potencial micorrízico del suelo de una sábana natural y una sábana perturbada de la gran sabana, Venezuela. *Interciencia*, 32(2), 108-114.
- Luangsa-ard, J., Houbaken, J., Van Doom, T., Hong, S., Borman, A., Hywel-Jones, N. y Samson, R. (2011). *Purpureocillium*, a newgenus for themedically important *Paecilomyces lilacinus*. *Federation of European Microbiological Societies*, 321, 141-149. 10.1111/j.1574-6968.2011.02322.x
- Ma, Y., Prasad, M. N. V., Rajkumar, M. y Freitas, H. J. B. A. (2011). Plant growth promoting rhizobacteria and endophytes accelerate phytoremediation of metalliferous soils. *Biotechnology advances*, 29(2), 248-258. 10.1016/j.biotechadv.2010.12.001
- Mahmood, S., Daur, I., Al-Solaimani, S. G., Ahmad, S., Madkour, M. H., Yasir, M. y Ali, Z. (2016). Plant growth promoting rhizobacteria and silicon synergis

- Mahmoud, A. L. E., y Abd-Alla, M. H. (2001). Siderophore production by some microorganisms and their effect on Bradyrhizobium-Mung Bean symbiosis. *Int J Agric Biol*, 3(2), 157-162.
- Marín-Cevada, V., Muñoz-Rojas, J., Caballero-Mellado, J., Mascarúa-Esparza, M. A., Castañeda-Lucio, M., Carreño-López, R. y Fuentes-Ramírez, L. E. (2012). Antagonistic interactions among bacteria inhabiting pineapple. *Applied soil ecology*, 61, 230-235. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2011.11.014>
- Marroquí, S., Zorreguieta, A., Santamaría, C., Temprano, F., Soberón, M., Megías, M. y Downie, J. A. (2001). Enhanced symbiotic performance by Rhizobium tropici glycogen synthase mutants. *Journal of Bacteriology*, 183(3), 854-864. <https://doi.org/10.1128/jb.183.3.854-864.2001>
- Melgarejo, L. M., Sánchez, J., Chaparro, A., Newmark, F., Santos, A. M., Burbano, C. y Reyes, C. (2002). *Aproximación al estado actual de la bioprospección en Colombia*. Cargraphics 334p. (Serie de Documentos Generales INVEMAR No.10).
- Melo, E., Ribeiro, E. M. y Sagin, O. J. (2010). Comunidades de hongos micorrízicos arbusculares asociados ao amendoim forrageiro em pastagens consorciadas no Estado do Acre, Brasil. *Acta Amazônica*, 40(1), 13-22. <https://doi.org/10.1590/S0044-59672010000100002>
- Mendes, R., Garbeva, P. y Raaijmakers, J. M. (2013). The rhizosphere microbiome: significance of plant beneficial, plant pathogenic, and human pathogenic microorganisms. *FEMS microbiology reviews*, 37(5), 634-663. 10.1111/1574-6976.12028
- Mendoza-Mendoza, A., Zaid, R., Lawry, R., Hermosa, R., Monte, E., Horwitz, B. A. y Mukherjee, P. K. (2018). Molecular dialogues between Trichoderma and roots: role of the fungal secretome. *Fungal Biology Reviews*, 32(2), 62-85. <https://doi.org/10.1016/j.fbr.2017.12.001>
- Molina-Romero, D., Bustillos-Cristales, M. D. R., Rodríguez-Andrade, O., Morales-García, Y. E., Santiago-Saenz, Y., Castañeda-Lucio, M. y Muñoz-Rojas, J. (2015). Mecanismos de fitoestimulación por rizobacterias, aislamientos en América y potencial biotecnológico. *Biológicas*, 17(2), 24-34.
- Molina, M., Medina, M. y Restrepo, F. (2006). Evaluación de sustratos y cultivos trampa bajo condiciones controladas para la obtención de hongos micorrízogenos de Aliso (*Alnus acuminata* H.B.K.). *Livestock Research for Rural Development*, 18(2), 1-12. <http://www.lrrd.org/lrrd18/2/moli18026.htm>
- Monroy, H. J. (2004). *Caracterización de hongos formadores de micorrizas arbusculares (HMA) nativas en seis coberturas de cítricos en el Piedemonte del Meta*. [Trabajo de grado, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá].

- Montenegro, G. S. y Hernández, O. Y. (2015). Biotecnología aplicada al desarrollo agropecuario colombiano. *Revista de Investigación Agraria y Ambiental*, 6(2), 97-108. <http://hemeroteca.unad.edu.co/index.php/riaa/article/view/1408/1732>
- Morán-Díez, M. E., Trushina, N., Lamdan, N. L., Rosenfelder, L., Mukherjee, P. K., Kenerley, C. M. y Horwitz, B. A. (2015). Host-specific transcriptomic pattern of *Trichoderma virens* during interaction with maize or tomato roots. *BMC genomics*, 16, 1-15. <https://doi.org/10.1186/s12864-014-1208-3>
- Moreira, F. M., Siqueira, J. O. y Brussard, L. (2006). Soil organism in tropical ecosystems: a key role for Brazil in the global quest for the conservation and the sustainable use of diversity. En Moreira, F. M., Siqueira, J. O. y Brussard, L. (Comps.), *Soil diversity in Amazonian and other Brazilian ecosystems* (pp. 1-13). CAB International.
- Morell, F., Hernández, A., Borges, Y. y Marentes, F. L. (2009). La actividad de los hongos micorrízicos arbusculares en la estructura del suelo. *Cultivos Tropicales* 30(4), 00-00.
- Moreno-Gaviria, A., Huertas, V., Diáñez, F., Sánchez-Montesinos, B. y Santos, M. (2020). *Paecilomyces* and Its Importance in the Biological Control of Agricultural Pests and Diseases. *Plants (Basel)*, 9(12), 1746. 10.3390/plants9121746
- Morton, O., Hirsch, P. y Kerry, B. (2004). Infection of plant-parasitic nematodes by nematophagous fungi—a review of the application of molecular biology to understand infection processes and to improve biological control. *Nematology*, 6(2), 161-170. 10.1163/1568541041218004
- Muhammad S., T. H. T., Nusaibah, S. A. y Rafii, M. Y. (2021). Effectiveness of Bioinoculants *Bacillus cereus* and *Trichoderma asperellum* as Oil Palm Seedlings Growth Promoters. *Pertanika Journal of Tropical Agricultural Science*, 44(1), 157–170. <https://doi.org/10.47836/pjtas.44.1.09>
- Mujica, Y. y Medina, N. (2008). Respuesta del tomate (*Solanum lycopersicum* L.) a la formulación líquida de cuatro cepas de *Glomus* en condiciones de campo. *Cultivos Tropicales*, 29(3), 23-25.
- Mukherjee, P. K., Hurley, J. F., Taylor, J. T., Puckhaber, L., Lehner, S., Druzhinina, I & Kenerley, C. M. (2018). Ferricrocin, the intracellular siderophore of *Trichoderma virens*, is involved in growth, conidiation, gliotoxin biosynthesis and induction of systemic resistance in maize. *Biochemical and biophysical research communications*, 505(2), 606-611. <https://doi.org/10.1016/j.bbrc.2018.09.170>
- Naccarato, A., Tassone, A., Cavaliere, F., Elliani, R., Pirrone, N., Sprovieri, F. y Giglio, A. (2020). Agrochemical treatments as a source of heavy metals and rare earth elements in agricultural soils and bioaccumulation in ground beetles. *Science of The Total Environment*, 749, 141438. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.141438>

- Naranjo, R. (2008). Manejo biológico de nemátodos fitoparásitos con hongos y bacterias. *Tecnología en Marcha*, 21(1), 123-132. https://revistas.tec.ac.cr/index.php/tec_marcha/article/view/1345
- Naseem, H., Ahsan, M., Shahid, M. A. y Khan, N. (2018). Exopolysaccharides producing rhizobacteria and their role in plant growth and drought tolerance. *Journal of basic microbiology*, 58(12), 1009-1022. 10.1002/jobm.201800309
- Nene, S. N. y Joshi, K. S. (2020). A comparative study of production of hydrophobin like proteins (HYD-LPs) in submerged liquid and solid state fermentation from white rot fungus *Pleurotus ostreatus*. *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology*, 23, 101440. 10.1016/j.bcab.2019.101440
- Nesha, R. y Siddiqui, Z. A. (2017). Effects of *Paecilomyces lilacinus* and *Aspergillus niger* alone and in combination on the growth, chlorophyll contents and soft rot disease complex of carrot. *Scientia Horticulturae*, 218, 258-264. 10.1016/j.scienta.2016.11.027
- Oborník, M., Jirku, M. y Dolezel, D. (2001). Phylogeny of mitosporic entomopathogenic fungi: is the genus *Paecilomyces* polyphyletic? *Canadian Journal of Microbiology*, 47(9), 813-819. 10.1139/w01-079
- Ocampo-Gutiérrez, A. Y., Hernández-Velázquez, V. M., Aguilar-Marcelino, L., Cardoso-Taketa, A., Zamilpa, A., López-Arellano, M. E. y Mendoza-de Gives, P. (2021). Morphological and molecular characterization, predatory behaviour and effect of organic extracts of four nematophagous fungi from Mexico. *Fungal Ecology*, 49, 101004. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2020.101004>
- Ochse, J., Souls, J., Dijman, J. M., & Welhburg, M. (1965). *Cultivo y Mejoramiento de las plantas tropicales y subtropicales*. Editorial Limusa.
- Odoh, C. K. (2017). Plant growth promoting rhizobacteria (PGPR): a bioprotectant bioinoculant for sustainable agrobiolgy. A review. *Int J Adv Res Biol Sci*, 4(5), 123-142. <http://dx.doi.org/10.22192/ijarbs.2017.04.05.014>
- Olivera, V. y Rodríguez, D. (2014). *Evaluación de crecimiento, sanidad y resistencia a heladas de tres híbridos de Eucalyptus grandis con aplicación de bioestimulantes, Trichoderma harzianum (Trichosoil) y Quitosano (Biorend), en plantación* [Tesis de doctorado, Universidad de la República].
- Omotayo, O. P. y Babalola, O. O. (2021). Resident rhizosphere microbiome's ecological dynamics and conservation: towards achieving the envisioned Sustainable Development Goals, a review. *International Soil and Water Conservation Research*, 9(1), 127-142. <https://doi.org/10.1016/j.iswcr.2020.08.002>

- Onofre-Lemus, J., Hernández-Lucas, I., Girard, L. y Caballero-Mellado, J. (2009). ACC (1-aminocyclopropane-1-carboxylate) deaminase activity, a widespread trait in Burkholderia species, and its growth-promoting effect on tomato plants. *Applied and Environmental Microbiology*, 75(20), 6581-6590. 10.1128/AEM.01240-09
- Orlandini, V., Emiliani, G., Fondi, M., Maida, I., Perrin, E. y Fani, R. (2014). Network analysis of plasmidomes: the *Azospirillum brasilense* Sp245 case. *International journal of evolutionary biology*, 2014. <https://doi.org/10.1155/2014/951035>
- Ortíz-Castro, R., Contreras-Cornejo, H. A., Macías-Rodríguez, L. y López-Bucio, J. (2009). The role of microbial signals in plant growth and development. *Plant signaling & behavior*, 4(8), 701-712. 10.4161/psb.4.8.9047
- Peccatti, A., Rovedder, A. P. M., Steffen, G. P. K., Maldaner, J., Missio, E. L., Witt, C. S. y Capitani, L. C. (2019). Effect of *Trichoderma* spp. on the Propagation of *Maytenus ilicifolia* Mart. ex Reissek. *Journal of Agricultural Science*, 11(3), 435-442. 10.5539/jas.v11n3p435
- Pellegrino, E. y Bedini, S. (2014). Enhancing ecosystem services in sustainable agriculture: biofertilization and biofortification of chickpea (*Cicer arietinum* L.) by arbuscular mycorrhizal fungi. *Soil Biology and Biochemistry*, 68, 429-439. 10.1016/j.soilbio.2013.09.030
- Pereira, S. I. y Castro, P. M. (2014). Phosphate-solubilizing rhizobacteria enhance *Zea mays* growth in agricultural P-deficient soils. *Ecological Engineering*, 73, 526-535. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2014.09.060>
- Pérez-Jiménez, R. M. (2008). Significant avocado diseases caused by fungi and oomycetes. *European Journal Plant Science Biotechnology*, 2(1), 1-24.
- Pérez C. A. y Vertel M. M. (2020). Evaluación de la colonización de Micorrizas arbusculares en pasto *Bothriochloa pertusa* (L) A. camus. *Revista M.V.Z Córdoba*, 15(3), 2165-2174.
- Pieterse, C. M., Zamioudis, C., Berendsen, R. L., Weller, D. M., Van Wees, S. C. y Bakker, P. A. (2014). Induced systemic resistance by beneficial microbes. *Annual review of phytopathology*, 52, 347-375. 10.1146/annurev-phyto-082712-102340
- Pretty, J., Benton, T. G., Bharucha, Z. P., Dicks, L. V., Flora, C. V., Godfray, H. C. J., Goulson, D., Hartley, S., Lampkin, N., Morris, C., Pierzynski, G., Prasad, P. V. V., Reganold, J., Smith, P., Thorne, P. y Wratten, S. (2018). Global assessment of agricultural system redesign for sustainable intensification. *Nat. Sustain.*, 1, 441-446. <https://doi.org/10.1038/s41893-018-0114-0>.
- Qi, W. y Zhao, L. (2013). Study of the siderophore-producing *Trichoderma asperellum* Q1on cucumber growth promotion under salt stress. *Journal of basic microbiology*, 53(4), 355-364. 10.1002/jobm.201200031

- Quintero, Q. y Pérez, R. (2006). Zonificación agrícola como herramienta básica para el ordenamiento ambiental de un territorio (Caso Toluviéjo- Sucre). *Revista Clepsidra*, 11(2), 99-108. <https://doi.org/10.26564/issn.1900-1355>
- Rai, A. y Nabti, E. (2017). Plant Growth-Promoting Bacteria: Importance in Vegetable Production. En Zaidi A, Khan MS, (Eds.), *Microbial Strategies for Vegetable Production* (pp. 23-48). Springer. 10.1007/978-3-319-54401-4.
- Rajkumar, M., Sandhya, S., Prasad, MNV. y Freitas, H. (2012). Perspectives of plant-associated microbes in heavy metal phytoremediation. *Biotechnology Advances*, 30(6), 1562-1574. <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2012.04.011>
- Ramirez, S. Q., Sánchez, B. M., Jimenez, S. C., Castañeda, W. R. y Ramirez, D. G. (2019). Avocado and coffee supply chains specialization in Colombia. *Procedia Computer Science*, 158, 573-581. <https://doi.org/10.1016/j.procs.2019.09.091>
- Ramos, H., Reyna, G., Lescaille, A., Telo, C., Arozarena, D., Ramirez, P. y Martín, A. (2013). Arbuscular mycorrhizal fungi, azotobacter chroococcum, bacillus megatherium and fitomas-e: An effective alternative for the reduction of the consumption of mineral fertilizers in psidium guajava, L. Var. Enana roja cubana. *Cultivos Tropicales* 34(1), 5-10.
- Rawat, R. y Tewari, L. (2011). Effect of abiotic stress on phosphate solubilization by biocontrol fungus *Trichoderma* sp. *Current microbiology*, 62, 1521-1526. <https://doi.org/10.1007/s00284-011-9888-2>
- Ríos-Castaño, D. y Tafur-Reyes, R. (2003). Variedades de aguacate para el trópico: caso Colombia. En *Proceedings V World Avocado Congress (Actas V Congreso Mundial del Aguacate)* (pp. 143-147).
- Rivas, G. (1997). Micorrizas: Manejo integrado de plagas. *Hoja Técnica*, 20(1).
- Rivera, P. F., González, S. V., González, A. J. y Ossa, L. P. (2016). Caracterización molecular, análisis morfológico y colonización micorrízica en la rizósfera de aguacate (*Persea americana* Mill) en Caldas, Colombia. *Acta Agronómica*, 65(4), 398-40.
- Rodríguez, H., Fraga, R., Gonzalez, T. y Bashan, Y. (2006). Genetics of phosphate solubilization and its potential applications for improving plant growth-promoting bacteria. *Plant and soil*, 287, 15-21. <https://doi.org/10.1007/s11104-006-9056-9>
- Rodríguez, R. (2001). Control biológico de nemátodos parásitos de plantas. *Nematropica*, 21(1), 111-122.
- Ruiz, P. O., Rojas, K. C. y Sieverding, E. (2011). La distribución geográfica de los hongos de micorriza arbuscular: una prioridad de investigación en la Amazonía peruana. *Espacio y Desarrollo*, 23, 47-63.

- Saber, W.I.A., Ghoneem, K.M., Rashad, Y.M. y Al-Askar, A.A. (2017). *Trichoderma harzianum* WKY1: an indole acetic acid producer for growth improvement and anthracnose disease control in sorghum. *Biocontrol Sci. Technol.*, 27, 654-676. <https://doi.org/10.1080/09583157.2017.1321733>
- Salamanca, R. y Cano, C. (2005). Efecto de las micorrizas y el sustrato en el crecimiento vegetativo y nutrición de cuatro especies frutales y una forestal en fase de Vivero. *Suelos Ecuatoriales*, 2, 5-11.
- Salazar, G. S. y Lazcano, F.I. (2002). *Nutrición del aguacate: principios y aplicaciones*. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Pecuarias (INIFAP), Campo Experimental Santiago Ixcuintla.
- Sánchez, M. (1999). *Endomicorrizas en agroecosistemas colombianos*. Universidad Nacional de Colombia.
- Sandheep, A.R., Asok, A.K. y Jisha, M.S. (2013). Combined inoculation of *Pseudomonas fluorescens* and *Trichoderma harzianum* for enhancing plant growth of vanilla (*Vanilla planifolia*). *Pakistan Journal of Biological Sciences*, 16(12), 580-584. 10.3923/pjbs.2013.580.584
- Saravanakumar, K., Shanmuga Arasu, V. y Kathiresan, K. (2013). Effect of *Trichoderma* on soil phosphate solubilization and growth improvement of *Avicennia marina*. *Aquatic Botany*, 104(31), 101-105. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2012.09.001>
- Saravanan, A., Kumar, P. S., Jeevanantham, S., Anubha, M. y Jayashree, S. (2022a). Degradation of toxic agrochemicals and pharmaceutical pollutants: Effective and alternative approaches toward photocatalysis. *Environmental Pollution*, 298, 118844. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2022.118844>
- Saravanan, A., Kumar, P. S., Jeevanantham, S., Harikumar, P., Bhuvaneswari, V. y Indraganti, S. (2022b). Identification and sequencing of bacteria from crop field: Application of bacteria—agro-waste biosorbent for rapid pesticide removal. *Environmental Technology & Innovation*, 25(36), 102116. <https://doi.org/10.1016/j.eti.2021.102116>
- Saravanan, V. S., Madhaiyan, M., Osborne, J., Thangaraju, M. y Sa, T. M. (2008). Ecological occurrence of *Gluconacetobacter diazotrophicus* and nitrogen-fixing *Acetobacteraceae* members: their possible role in plant growth promotion. *Microbial Ecology*, 55(1), 130-140. <https://doi.org/10.1007/s00248-007-9258-6>
- Sarwar, N., Farooq, O., Wasaya, A., Hussain, M., El-Shehawi, A. M., Ahmad, S. y Farooq, S. (2021). Integrated nitrogen management improves productivity and economic returns of wheat-maize cropping system. *Journal of King Saud University-Science*, 33(5), 101475. <https://doi.org/10.1016/j.jksus.2021.101475>

- Sgroy, V., Cassán, F., Masciarelli, O., Del Papa, M. F., Lagares, A. y Luna, V. (2009). Isolation and characterization of endophytic plant growth-promoting (PGPB) or stress homeostasis-regulating (PSHB) bacteria associated to the halophyte *Prosopis strombulifera*. *Applied microbiology and Biotechnology*, 85(2), 371-381. <https://doi.org/10.1007/s00253-009-2116-3>
- Shen, D., Lu, Z., Zhong, J., Zhang, S., Ye, Q., Wang, W. y Gan, J. (2021). Combination of high specific activity carbon-14 labeling and high-resolution mass spectrometry to study pesticide metabolism in crops: Metabolism of cycloxyprid in rice. *Environment International*, 157, 106879. <https://doi.org/10.1016/j.envint.2021.106879>
- Sheppard, L. J. y Wallander, H. (2004). Atmospheric Nitrogen-Pollutant or Fertiliser? En Amâncio, S. y Stulen, I. *Nitrogen Acquisition and Assimilation in Higher Plants* (pp. 65-98). Springer.
- Siddikee, M. A., Chauhan, P. S., Anandham, R., Han, G. H. y Sa, T. M. (2010). Isolation, characterization, and use for plant growth promotion under salt stress, of ACC deaminase-producing halotolerant bacteria derived from coastal soil. *Journal of Microbiology and Biotechnology*, 20(11), 1577-1584. <https://doi.org/10.4014/jmb.1007.07011>
- Sieverding, E., J. Friedrichsen y W. Suden. (1991). *Vesicular-arbuscular mycorrhiza management in tropical agrosystems*. Sonderpublikation der GTZ.
- Simó G., J. E., Ruiz M., L. A. y Rivera E, R. (2015). Manejo de la simbiosis micorrízica arbuscular y el suministro de nutrientes en plantaciones de banano cv. Fhia-18 (*Musa aab*) en suelo pardo mullido carbonatado. *Cultivos Tropicales*, 36(4), 43-54.
- Solano, B. R., Maicas, J. B. y Mañero, F. G. (2008). Physiological and molecular mechanisms of plant growth promoting rhizobacteria (PGPR). En I. Ahmad, J. Pichtel and S. Hayat (Eds.), *Plant-bacteria interactions-Strategies and techniques to promote plant growth* (pp. 41-54). <https://doi.org/10.1002/9783527621989.ch3>
- Sotomayor, A., Gonzáles, A., Jin Cho, K., Villavicencio, A., Jackson, T. y Viera, W. (2019b). Effect of the application of microorganisms on the nutrient absorption in avocado (*Persea americana* Mill.) seedlings. *Journal of the Korean Society of International Agriculture* 31(1): 17-24. <https://doi.org/10.12719/KSIA.2019.31.1.17>
- Sotomayor, A., Viera, W., Viteri, P., Posso, M., Racines, M., González, A., Cho, K. y Villavicencio, A. (2019a). Manual Técnico para la producción de plantas injertadas de aguacate (*Persea americana* Mill.). <http://repositorio.iniap.gob.ec/handle/41000/5344>

- Souza, F. A. (2005). Biology, ecology and evolution of the family gigasporaceae, arbuscular mycorrhizal fungi (glomeromycota). [Tesis de doctorado, Leiden University]. <https://hdl.handle.net/1887/3400>
- Spaepen, S., Vanderleyden, J. y Remans, R. (2007). Ácido indol-3-acético en la señalización microbiana y microbiana-planta. *Revisión de microbiología de FEMS*, 31(4), 425-448. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6976.2007.00072.x>
- Stevenson, F. J., & Cole, M. A. (1999). *Cycles of soils: carbon, nitrogen, phosphorus, sulfur, micronutrients*. John Wiley & Sons.
- Stefanescu, I. A. (2015). Bioaccumulation of heavy metals by *Bacillus megaterium* from phosphogypsum waste. *Scientific Study & Research. Chemistry & Chemical Engineering, Biotechnology, Food Industry*, 16(1), 93-97.
- Stewart, A. y Hill, R. (2014). Applications of *Trichoderma* in plant growth promotion. In *Biotechnology and biology of Trichoderma. Biotechnology and Biology of Trichoderma*, 415-428. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-59576-8.00031-X>
- Stringlis, I. A., Proietti, S., Hickman, R., Van Verk, M. C., Zamioudis, C. y Pieterse, C. M. (2018). Root transcriptional dynamics induced by beneficial rhizobacteria and microbial immune elicitors reveal signatures of adaptation to mutualists. *The Plant Journal*, 93(1), 166-180. <https://doi.org/10.1111/tpj.13741>
- Suman, A., Shrivastava, A. K., Gaur, A., Singh, P., Singh, J. y Yadav, R. L. (2008). Nitrogen use efficiency of sugarcane in relation to its BNF potential and population of endophytic diazotrophs at different N levels. *Plant Growth Regulation*, 54(1), 1-11. <https://doi.org/10.1007/s10725-007-9219-6>
- Sundara, R. y Sinha, M. (1963). Organisms phosphate solubilizers in soil. *Indian Journal of Agricultural Sciences*, 33, 272-278.
- Sunitha, V. H., Devi, D. N. y Srinivas, C. (2013). Extracellular enzymatic activity of endophytic fungal strains isolated from medicinal plants. *World Journal of Agricultural Sciences*, 9(1), 01-09.
- Sushanto G., Rout G. K., Gitishree D., Spiros P., Han-Seung S. y Jayanta K. P. (2018). Revitalization of plant growth promoting rhizobacteria for sustainable development in agriculture. *Microbiological Research*. 206,131-140. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2017.08.016>.
- Sytar, O., Kumari, P., Yadav, S., Brestic, M. y Rastogi, A. (2019). Phytohormone priming: regulator for heavy metal stress in plants. *Journal of Plant Growth Regulation*, 38(2), 739-752. <https://doi.org/10.1007/s00344-018-9886-8>
- Tamayo, P. (2007). Enfermedades del aguacate. *Revista Politécnica*, 1(1), 51- 70.

- Tandon, A., Fatima, T., Anshu, Shukla, D., Tripathi, P., Srivastava, S. y Singh, P. C. (2019). Phosphate solubilization by *Trichoderma koningiopsis* (NBRI-PR5) under abiotic stress conditions. *Journal of King Saud University-Science*, 32(1), 791-798. <https://doi.org/10.1016/j.jksus.2019.02.001>
- Tena S., A. (2002). Presencia de hongos micorrízicos arbusculares en plantas silvestres de suelos salinos en el estado de Colima. [Tesis de maestría, Universidad de Colima]. Biblioteca Digital de Tesis de Posgrado.
- Thakker, J. N., Patel, N. y Kothari, I. L. (2007). Fusarium oxysporum derived elicitor-induced changes in enzymes of banana leaves against wilt disease. *J Mycol Plant Pathol*, 37, 510-513.
- Thakker, J. N., Patel, P. y Dhandhukia, P. C. (2011). Induction of defence-related enzymes in susceptible variety of banana: role of Fusarium-derived elicitors. *Archives of Phytopathology and Plant Protection*, 44(20), 1976-1984. <https://doi.org/10.1080/03235408.2011.559032>
- Tigano, M. y Inglis, P. (2006). Identification and taxonomy of some entomopathogeni *Paecilomyces* spp. (Ascomycota) isolates using rDNA-ITS sequences. *Genetic and Molecular Biology*, 29(1), 132-136. <https://doi.org/10.1590/S1415-47572006000100025>
- Umar, W., Ayub, M. A., Ahmad, H. R., Farooqi, Z. U. R., Shahzad, A., Rehman, U., y Nadeem, M. (2020). Nitrogen and phosphorus use efficiency in agroecosystems. In Kumar, S., Meena, R.S., Jhariya, M.K. (Eds.) *Resources Use Efficiency in Agriculture* (pp. 213-257). Springer Singapore.
- Upson, J. L., E. K. Zess, A. Białas, Ch. Wu y S. Kamoun. 2018. The coming of age of EvoMPMI: evolutionary molecular plant-microbe interactions across multiple timescales. *Current Opinion Plant Biology*, 44, 108-116. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2018.03.003>.
- Vacheron, J., Desbrosses, G., Bouffaud, M. L., Touraine, B., Moënné-Loccoz, Y., Muller, D. y Prigent-Combaret, C. (2013). Plant growth-promoting rhizobacteria and root system functioning. *Frontiers in plant science*, 4, 356. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00356>
- Valbuena, D., Cely-Santos, M. y Obregón, D. (2021). Agrochemical pesticide production, trade, and hazard: Narrowing the information gap in Colombia. *Journal of Environmental Management*, 286, 112141. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2021.112141>

- Van den Brule, T., Lee, C. L. S., Houbaken, J., Haas, P. J., Wösten, H. y Dijksterhuis, J. (2020). Conidial heat resistance of various strains of the food spoilage fungus *Paecilomyces variotii* correlates with mean spore size, spore shape and size distribution. *Food Research International*, 137(12), 109514. <https://doi.org/10.1016/j.foodres.2020.109514>
- Vandenkoornhuyse, P., Husband, R., Daniell, T., Watson, I., Duck, J., Fitter, A. y Young J. (2002). Arbuscular mycorrhizal community composition associated with two plant species in a grassland ecosystem. *Molecular Ecology*, 11(8), 1555-1564. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2002.01538.x>
- Van Loon, L. C. y Bakker, P. A. H. M. (2005). Induced systemic resistance as a mechanism of disease suppression by rhizobacteria. En Siddiqui, Z.A. (Ed.) *PGPR: Biocontrol and biofertilization* (pp. 39-66). Springer, Dordrecht. https://doi.org/10.1007/1-4020-4152-7_2
- Vargas, W. A., Djonovic, S., Sukno, S. A. y Kenerley, C. M. (2008). Dimerization controls the activity of fungal elicitors that trigger systemic resistance in plants. *Journal of Biological Chemistry*, 283(28), 19804-19815. <https://doi.org/10.1074/jbc.M802724200>
- Velasco-Jiménez, A., Castellanos-Hernández, O., Acevedo-Hernández, G., Aarland, R. C. y Rodríguez-Sahagún, A. (2020). Bacterias rizosféricas con beneficios potenciales en la agricultura. *Terra Latinoamericana*, 38(2), 333-345. <https://doi.org/10.28940/terra.v38i2.470>
- Vessey, J. K. (2003). Plant growth promoting rhizobacteria as biofertilizers. *Plant and soil*, 255(2), 571-586. <https://doi.org/10.1023/A:1026037216893>
- Vigueras, G., Shirai, K., Hernández-Guerrero, M., Morales, M. y Revah, S. (2014). Growth of the fungus *Paecilomyces lilacinus* with n-hexadecane in submerged and solid-state cultures and recovery of hydrophobin proteins. *Process Biochemistry*, 49(10), 1606-1611. <https://doi.org/10.1016/j.procbio.2014.06.015>
- Vyas, P. y Gulati, A. (2009). Organic acid production *in vitro* and plant growth promotion in maize under controlled environment by phosphate-solubilizing fluorescent *Pseudomonas*. *BMC microbiology*, 9(1), 1-15. <https://doi.org/10.1186/1471-2180-9-174>
- Waller, P. J. (2006). Sustainable nematode parasite control strategies for ruminant livestock by grazing management and biological control. *Animal feed science and technology*, 126(3-4), 277-289. <https://doi.org/10.1016/j.anifeedsci.2005.08.007>
- Wang, X., Liu, B., Wu, G., Sun, Y., Guo, X., Jin, G. y Chen, X. (2020). Cutting carbon footprints of vegetable production with integrated soil-crop system management: A case study of greenhouse pepper production. *Journal of Cleaner Production*, 254, 120158. <https://doi.org/10.1016/j.jclepro.2020.120158>

- Weigel, P. (2001). O papel da ciência no futuro da Amazônia: uma questão de estratégia. Biodiversidade, pesquisa e desenvolvimento na Amazônia. *Parcerias Estratégicas*, 6(12), 62-83.
- Werner, G. D. A., W. K. Cornwell, J. I. Sprent, J. Kattge y E. T. Kiers. (2014). A Single evolutionary innovation drives the deep evolution of symbiotic N₂-fixation in angiosperms. *Nat. Commun.* 5, 4087. <https://doi.org/10.1038/ncomms5087>.
- Whiley, A.W., Chapman, K.R. y Saranah, J.B. (1988a). Water loss by floral structures of avocado (*Persea americana* Mill.) cv. Fuerte during flowering. *Australian Journal of Agricultural Research*, 39, 457-467.
- Williams, L. (1976). The botany of the avocado and its relatives. *Proceedings American Society Horticultural Science*. 93, 141-144.
- Xiujuan, Y., Yuxian, H. y Liang, Z. (2000). Chitinasesn by *Paecilomyces lilacinus* and its studies in biocontrol of plant parasitic nematodes. *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis*, 22(1), 86-89.
- Yabrudy, J. (2012). *El aguacate en Colombia: Estudio de caso de los Montes de María, en el Caribe colombiano*. Banco de la República. Documentos de Trabajo Sobre Economía Regional. <https://doi.org/10.32468/dtseru.171>
- Yang, F., Abdelnabby, H. y Xiao, Y. (2015). A mutant of the nematophagous fungus *Paecilomyces lilacinus* (Thom) is a novel biocontrol agent for *Sclerotinia sclerotiorum*. *Microbial pathogenesis*, 89, 169-176. 10.1016/j.micpath.2015.10.012
- Yang, J., Kloepper, J. W. y Ryu, C. M. (2009). Rhizosphere bacteria help plants tolerate abiotic stress. *Trends in plant science*, 14(1), 1-4. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2008.10.004>
- Zanoni do Prado, D., Okino-Delgado, C. H., Zanutto, M. R., da Silva, R. B. G., Pereira, M. S., Jahn, L. y Fleuri, L. F. (2019). Screening of *Aspergillus*, *Bacillus* and *Trichoderma* strains and influence of substrates on auxin and phytoalexins production through solid-state fermentation. *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology*, 19, 101-165. <https://doi.org/10.1016/j.bcab.2019.101165>
- Zhang, S., Gan, Y. y Xu, B. (2016). Application of plant-growth-promoting fungi *Trichoderma longibrachiatum* T6 enhances tolerance of wheat to salt stress through improvement of antioxidative defense system and gene expression. *Frontiers in plant science*, 7, 1405. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01405>
- Zin, N. A. y Badaluddin, N. A. (2020). Biological functions of *Trichoderma* spp. for agriculture applications. *Annals of Agricultural Sciences*, 65(2), 168–178. <https://doi.org/10.1016/j.aosas.2020.09.003>

Bibliografía

- Aguado-Santacruz, Gerardo A., Moreno-Gómez, Blanca, Jiménez-Francisco, Betzaida, García-Moya, Edmundo, & Preciado-Ortiz, Ricardo E. (2012). Impacto de los sideróforos microbianos y fitosideróforos en la asimilación de hierro por las plantas. *Revista Fitotecnia Mexicana*, 35(1), 9-21.
- Ardila Alvarado, S. K. (2022). *Manual de funciones practicante área de asuntos económicos*. ANALDEX <https://www.analdex.org/2022/12/13/informe-exportaciones-de-aguacate-hass-septiembre-2022/>
- Bernal, J. (2015). El cultivo del aguacate (*Persea americana* Miller.), fruta de extraordinarias propiedades alimenticias, curativas e industriales (Primera parte). *DANE*, 40, 1-8.
- Bridge, J., & Page, S. L. J. (1980). Estimation of root-knot nematode infestation levels on roots using a rating chart. *International journal of pest management*, 26(3), 296-298.
- Díaz-Rodríguez, A. M.; Salcedo, L. A.; Felix, C. M.; Parra-Cota, F. I.; Santoyo, G.; Puente, M. L.; Bhattacharya, D.; Mukherjee, J. y De los Santos, V. S. (2021). The current and future role of microbial culture collections in food security worldwide. *Front. Sustain. Food Syst.*, 4, 614739.
- Hernandez, L.G., & Escalona, M.A. (2003). Microorganismos que benefician a las bacterias: Las bacterias pgpr. *La Ciencia y el Hombre*, 16, 19–25.
- Ibarra-Villarreal, A.; Gándara-Ledezma, A.; Godoy-Flores, A.; Díaz-Rodríguez, A. M.; Parra-Cota, F. I. y De los Santos, V. S. (2021). Salt-tolerant bacillus species as a promising strategy to mitigate the salinity stress in wheat (*Triticum turgidum* subsp. durum). *J. Arid Environ.*, 186, 104399.

- Kelly, P., Good, B., Hanrahan, J. P., Fitzpatrick, R., & de Waal, T. (2009). Screening for the presence of nematophagous fungi collected from Irish sheep pastures. *Veterinary parasitology*, 165(3-4), 345-349.
- Medina-García, L. R. (2016). La agricultura, la salinidad y los hongos micorrízicos arbusculares: una necesidad, un problema y una alternativa. *Cultivos Tropicales*, 37(3), 42-49.
- Olanrewaju, O. S., Glick, B. R. y Babalola, O. O. (2017). Mechanisms of action of plant growth promoting bacteria. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 33(11), 1-16.
- Öpik, M., Vanatoa, A., Vanatoa, E., Moora, M., Davison, J., Kalwij, J. M., Reier, A. y Zobel, M. (2010). The online database MaarjAM reveals global and ecosystemic distribution patterns in arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota). *New Phytologist*, 188, 223-241.
- Osorio-Almanza, L., Burbano-Figueroa, O., Arcila, A. M., Vásquez, A. M., Carrascal-Pérez, F. y Romero-Ferrer, J. (2017). Distribución espacial del riesgo potencial de marchitamiento del aguacate causado por *Phytophthora cinnamomi* en la subregión de Montes de María, Colombia. *Revista Colombiana de Ciencias Hortícolas*, 11(2), 273-285.10.17584/rcch.2017v11i2.7329
- Pérez-Cordero, A., Chamorro-Anaya, L. y Doncel-Mestra, A. (2018). Endophytes bacterial growth promoters isolated to colosoana grass, Department of Sucre, Colombia. *Rev. MVZ Córdoba*, 23(2), 6696-6709.
- Rajkumar, M., Ae, N. y Freitas, H. (2009). Endophytic bacteria and their potential to enhance heavy metal phytoextraction. *Chemosphere*, 77(2), 153-160.
- Rodrigues, E. P., Soares, C. D. P., Galvão, P. G., Imada, E. L., Simões-Araújo, J. L., Rouws, L. F. y Baldani, J. I. (2016). Identification of genes involved in indole-3-acetic acid biosynthesis by *Gluconacetobacter diazotrophicus* PAL5 strain using transposon mutagenesis. *Frontiers in Microbiology*, 7, 1572.
- Tenorio-Salgado, S., Tinoco, R., Vazquez-Duhalt, R., Caballero-Mellado, J. y Perez-Rueda, E. (2013). Identification of volatile compounds produced by the bacterium *Burkholderia tropica* that inhibit the growth of fungal pathogens. *Bioengineered*, 4(4), 236-243.
- Vélez Z., F. y Sánchez de Prager, M. (2014). Dinámica de los hongos de Micorriza Arbuscular (MA) en un Humic Dystrudepts sembrado con maíz *Zea mays* L. y Abonos Verdes (AV). *Revista de Investigación Agraria y Ambiental*, 5(1), 69-79.

Sobre los autores y autoras.

Pavel Ernesto Peroza Piñeres. Ingeniero Agronomo MSc en Biotecnología. Universidad de Sucre.

Lina Chamorro Anaya. Universidad de Sucre, Facultad de Educación y Ciencias, Departamento de Biología, Grupo de Investigación Bioprospección Agropecuaria. M.Sc en Biología.

Leonardo Chamorro Anaya. Universidad de Sucre, Facultad de Educación y Ciencias, Departamento de Biología, Grupo de Investigación Bioprospección Agropecuaria. Biologo. M.Sc en Biología.

Carlos Ariel Cardona Alzate. Universidad Nacional de Colombia sede Manizales. Doctor en Ingeniería Química. Grupo de investigación. Procesos Químicos, Catalíticos y Biotecnológicos (PQCB).

Adrián de Jesús Barboza García. Universidad de Sucre, Facultad de Educación y Ciencias, Departamento de Biología, Grupo de Investigación Bioprospección Agropecuaria. Biologo. M.Sc en Biología.

Alexander Francisco Pérez Cordero. Universidad de Sucre. Doctor en Microbiología Agrícola, Posdoctorado en Metabolómica Microbiana. Líder grupo de Investigación en Bioprospección Agropecuarias.



Inteligencia jurídica en expansión

Trabajamos para
mejorar el día a día
del **operador jurídico**

Descubre el universo
de **soluciones jurídicas**

 atencionalcliente@tirantonline.com

prime.tirant.com/co/