

HONGOS ENDÓFITOS EN *Vanilla* CON POTENCIAL BIOCONTROL SOBRE *Fusarium*

Laura Steffania Franco-Galindo¹, Ana Teresa Mosquera-Espinosa¹

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

RESUMEN

El control biológico es una opción potencial para tratar las problemáticas de producción y rendimiento de cultivos afectados por insectos plaga o patógenos. El uso de hongos endófitos aislados de los diferentes tejidos de cultivos afectados requiere una investigación sistemática para la selección de las especies más eficaces, que puedan jugar un papel importante en el control de patógenos. En particular, el cultivo de vainilla en el mundo interactúa con especies de hongos del género *Fusarium*, relación que puede ser patogénica, principalmente con *F. oxysporum* f. sp. *radicis-vanillae* y *F. oxysporum* f. sp. *vanillae*, los cuales limitan su producción. Sin embargo, se considera que los parientes silvestres del género *Vanilla* son una gran fuente de microorganismos endófitos, que podrían cumplir una actividad benéfica de protección hacia la planta afectada por microorganismos patógenos. El objetivo del presente trabajo fue revisar literatura científica sobre el avance en el estudio del uso de hongos endófitos como una alternativa microbiana de control biológico para el manejo de patógenos fungos del género *Fusarium* en plantas cultivadas y especies de *Vanilla*. A partir de la búsqueda y revisión de literatura, fue posible plantear la necesidad de investigación sobre el uso de estos microorganismos como agentes de control biológico de patógenos fungos en plantas cultivadas, principalmente en promisorios modelos de estudio como la relación hongos endófitos-*Vanilla*-*Fusarium* patogénico.

Palabras clave: Control biológico, Fitoprotección, Enfermedad fungosa, Fitopatología de vainilla, Interacción biocontrolador-planta-patógeno.

ABSTRACT

Biological control is a potential option to treat production and yield problems of crops affected by insects or pathogens. The use of fungal endophytes isolated from the different tissues of crops affected requires systematic research to select the most effective species that can play an important role in the control of pathogens. The vanilla crop in the world interacts with fungi of the genus *Fusarium*, mainly *F. oxysporum* f. sp. *radicis-vanillae* and *F. oxysporum* f. sp. *vanillae*, which limit its production. However, it is considered that the wild relatives of the genus *Vanilla* are a great source of endophytic microorganisms, which could have a beneficial activity of protection towards the plant affected by pathogenic microorganisms. The aim of this research was to review scientific literature on the progress applied in the use of endophytic fungi as a microbial alternative for biological control for the management of fungal pathogens of the genus *Fusarium* in *Vanilla* species. It was possible to raise need for research on the use of these microorganisms as biological control agents of fungal pathogens in cultivated plants, mainly in promising study models such as the endophyte fungi-*Vanilla*-pathogenic *Fusarium* relationship.

Keywords: Biological Control, Phytoprotection, Fungal disease, vanilla phytopathology, biocontroller-plant-pathogen interaction.

1. INTRODUCCIÓN

Una comprensión profunda del papel de la microbiota presente en los sistemas naturales es esencial para evaluar las asociaciones entre microorganismos y comunidades vegetales (Porras-Alfaro & Bayman, 2011). Esto es particularmente crítico en cultivos agrícolas, donde las prácticas de manejo a menudo afectan el crecimiento y rendimiento de los cultivos y conducen a la creación de condiciones ambientales que favorecen la expresión y desarrollo de microorganismos patógenos. Tales condiciones, principalmente de humedad, temperatura y disponibilidad de nutrientes, sumadas a los factores biológicos de las plantas hospederas y la intervención antrópica, suelen reducir la productividad desencadenando en importantes pérdidas económicas (Rojas et al., 2020; De Silva et al., 2019; Hernández-Hernández, 2014).

El control biológico o biocontrol es una técnica de manejo de las enfermedades de origen biótico en la producción de cultivos agrícolas, dentro del manejo integrado de plagas y enfermedades (MIPE). Esta técnica consiste en el uso de enemigos naturales del correspondiente agente problema, a fin de atenuar o disminuir sus impactos negativos en las plantas, basándose en procesos que ocurren frecuentemente en la naturaleza (Serrano & Galindo, 2007; Viterbo et al., 2007; Agrios, 2005). En este sentido, el control biológico de las enfermedades de las plantas implica el uso de microorganismos o sus metabolitos para la protección de los cultivos. Además, con la implementación del control biológico se reduce el uso de agroquímicos, los cuales a pesar de disminuir rápidamente la densidad poblacional del insecto plaga o el microorganismo patógeno, son altamente tóxicos y acumulativos en el medio ambiente (Sandheep et al., 2012; Alabouvette et al., 2009; Serrano & Galindo, 2007).

1.1. Interacciones de los hongos endófitos

Los hongos endófitos (HE) representan un componente importante de la diversidad fúngica global, estos microorganismos son taxonómicamente diversos y se encuentran tanto en plantas terrestres como acuáticas (Porras-Alfaro y Bayman, 2011; Backman y Sikora, 2008; Bayman, 2007). La diversidad ecológica de estos microorganismos en la naturaleza depende de diferentes factores, entre ellos (1) la disponibilidad de nutrientes, (2) las condiciones climáticas y la estacionalidad, (3) las interacciones con la microbiota externa, especialmente la microbiota presente en el suelo, (4) otros microorganismos que se encuentran en los tejidos vegetales y (5) la fenología de la planta hospedera (Rojas et al., 2020; Arnold et al., 2003).

El término “endófitos” fue acuñado por Anton de Bary en 1886 (Wilson, 1995), para referirse a microorganismos, comúnmente hongos y bacterias, que pasan parte o todo su

ciclo de vida dentro de los tejidos vegetales, definiendo la ubicación del microorganismo en su hospedero, más que una relación funcional con él (Porrás-Alfaro & Bayman, 2011). Con el tiempo la definición se amplió, a los microorganismos que viven dentro del tejido de un hospedero sin causar ningún síntoma, pues estos microorganismos no cumplen una función específica, ya que podrían actuar de forma neutra, beneficiosa o perjudicial en su hospedero (De Silva et al., 2019; Porrás-Alfaro & Bayman, 2011; Backman & Sikora, 2008; Wilson, 1995).

Dentro de las asociaciones de los hongos con las plantas se identifican cinco grupos funcionales o roles ecológicos microbianos: micorrízicos (Peterson & Farquhar, 1994), patógenos, saprófitos (D'Arcy et al., 2001), epífitos y endófitos (Porrás-Alfaro & Bayman, 2011; Santamaría & Bayman, 2005). Estos últimos, los hongos endófitos, coexisten y se superponen en funciones con uno o más de los otros grupos funcionales a lo largo de su ciclo de vida, actuando principalmente en respuesta a las señales de su hospedero (De Silva et al., 2019). A su vez, las señales del hospedero varían de acuerdo a los cambios ambientales, lo que explica el cambio de actividad de este grupo de microorganismos (HE) de alta riqueza en especies y diversidad ecológica (Porrás-Alfaro & Bayman, 2011).

1.2. Hongos endófitos como agentes de control biológico (ACB)

En particular, el uso de hongos endófitos como agentes de control biológico (ACB o BCA, Biological Control Agent) o antagonistas tiene como objetivo prevenir las enfermedades, reducir los síntomas causados por microorganismos patógenos y controlar la enfermedad antes o después de que se desarrolle en las plantas. De esta forma, el estudio de hongos endófitos ha tenido un impacto positivo en la reducción de la incidencia y severidad de enfermedades en diferentes cultivos comerciales, entre ellos el cacao - *Theobroma cacao* (Villavicencio-Vásquez et al., 2018; Villamizar-Gallardo et al., 2017; Arnold et al., 2003), la uchuva - *Physalis peruviana* (Manosalva & Mosquera-Espinosa, 2014), o el pepino - *Cucumis sativus* (Abro et al., 2019).

La interacción biocontrolador-planta-patógeno es compleja, diversa y sensible ante las condiciones ambientales (De Silva et al., 2019; Alabouvette et al., 2009; Viterbo et al., 2007). Por lo cual, se deben conocer y comprender el triángulo de la enfermedad, donde interactúan hospedero, patógeno y ambiente; así como, el desarrollo del ciclo de la enfermedad, el cual va desde la infección inicial del patógeno, hasta la colonización y reproducción del mismo (Agrios, 2005), para lograr una correcta implementación de la técnica. Así mismo, el ACB deberá contar con varios mecanismos que actúen de manera conjunta para controlar al agente problema (De Silva et al., 2019; Infante et al., 2009). Entre los mecanismos de control biológico se encuentran la colonización e inoculación rápida del hábitat, la competencia, el parasitismo, la fungistasis, la producción de metabolitos secundarios y la capacidad de

inducir resistencia sistémica (ISR) a la planta contra el patógeno, mediante la estimulación de los mecanismos de defensa propios del hospedero (Porras-Alfaro & Bayman, 2011; Alabouvette et al., 2009; Serrano & Galindo, 2007; Viterbo et al., 2007).

Si bien es posible encontrar una amplia diversidad de hongos endófitos en los tejidos vegetales (Rojas et al., 2020; Arnold et al., 2003), no todos tendrán potencial como agentes de control biológico. Para evaluar el potencial biocontrol de estos microorganismos se realizan ensayos *in vitro*, los cuales se basan principalmente en cultivos duales (Villavicencio-Vásquez et al., 2018; Manosalva y Mosquera-Espinosa, 2014; Skidmore y Dickinson, 1976). Los mecanismos que se evalúan directamente con esta metodología son competencia por el espacio y nutrientes, fungistasis y la secreción de metabolitos secundarios (Talapatra et al., 2017; Suryanarayanan et al., 2016); donde estos metabolitos actúan como sustancias antifúngicas y antibacterianas, que a su vez juegan un papel crucial en el mantenimiento del equilibrio de antagonismos entre endófitos, patógenos y plantas hospederas (Huang et al., 2020; Villamizar-Gallardo et al., 2017).

Una vez que se han identificado aislamientos fúngicos prometedores en los ensayos *in vitro*, con los ensayos de biocontrol *in vivo* (en la planta focal) se evalúa la reducción de la sintomatología causada por el patógeno sobre el hospedero al aplicar el potencial ACB. Una reducción de los síntomas en comparación con el control absoluto, indica que el tratamiento con hongos endófitos tiene un efecto directo sobre la actividad y biomasa del hongo patógeno (Rojas et al., 2020b). Sin embargo, al no haber evidencia tangible o visualización macroscópica de los mecanismos involucrados, como la antibiosis o la competencia, se interpreta como el mecanismo más probablemente involucrado la inducción de resistencia sistémica (De Silva et al., 2019).

1.3. Cultivo de vainilla

El género *Vanilla* pertenece a la familia de las orquídeas, plantas que se encuentran entre las más diversas del planeta y que poseen un alto valor comercial, ornamental y medicinal. En particular, el producto natural de vainilla es muy utilizado en gastronomía, cosmética, perfumería y farmacología, entre otras industrias (Ahmad et al., 2020; Flanagan & Mosquera-Espinosa, 2016). Esto se debe, principalmente, a la vainillina, un componente presente en los frutos de las especies *Vanilla planifolia*, *V. x tahitensis* y *V. pompona* (Lubinsky et al. 2008; Besse et al., 2004). Sin embargo, la principal fuente de este producto natural es la especie *V. planifolia* (Kanisawa et al., 1994), la cual se cultiva comercialmente en diferentes países tropicales como Madagascar, Indonesia, China y México, los principales productores y exportadores de este producto (Figura 1) (FAO, 2019; Santillán et al., 2018; Soto-Arenas & Dressler, 2010; De la Cruz et al. 2009; Lubinsky et al., 2008).

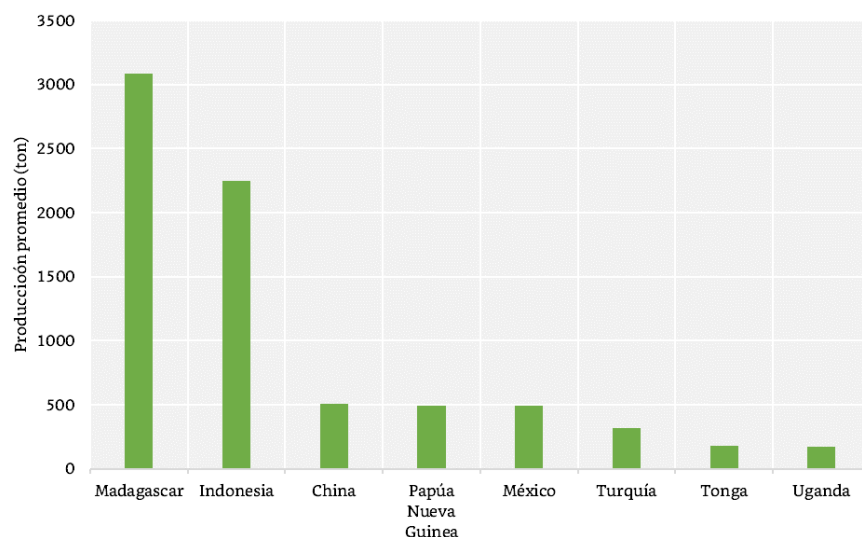


Figura 1. Principales países productores vainilla en el mundo. El promedio de la producción (ton) de vainilla durante 2014-2019 (FAOSTAT, 2019).

Aunque la mayor parte del producto o esencia de vainilla que se comercializa actualmente es de origen artificial, existe un fuerte interés por volver al extracto de vainilla de origen natural. Sin embargo, el fruto de la vainilla debe desarrollarse para obtener producto final, lo que conlleva otro desafío, pues la producción de frutos en especies aromáticas de vainilla está limitada por factores biológicos propios de la familia Orchidaceae. Algunos de estos factores biológicos son floraciones poco frecuentes, baja presencia de polinizadores naturales o baja variabilidad genética, debido a que la propagación de la vainilla ocurre vegetativamente por esquejes (Schlüter et al., 2007). Estos factores pueden disminuir la diversidad genética de los cultivos, aumentar la vulnerabilidad de las plantas al ataque de patógenos o insectos plaga, y a cambios bruscos de temperatura, pH del suelo o humedad (Ordoñez et al., 2012; Osorio, 2012; Soto-Arenas, 2004). En particular, se ha encontrado que la baja diversidad genética y las altas temperaturas (superior a 30°C) están relacionadas con el aborto prematuro de los frutos en *V. planifolia* (Borbolla-Pérez et al., 2016). Además, las condiciones de temperatura y humedad ambiental y del suelo que requiere el cultivo de vainilla favorecen el desarrollo de microorganismos patógenos (Hernández-Hernández, 2019; Ramos-Quintana et al., 2017).

En los cultivos de vainilla se utilizan varios métodos para controlar el aumento de la pudrición de raíces provocada por el hongo *Fusarium oxysporum* f. sp. *radicis-vanillae* (**Forv**) (Koyyappurath et al., 2015a; Koyyappurath et al., 2015b) y la pudrición de raíces y tallos provocada por el hongo *Fusarium oxysporum* f. sp. *vanillae* (**Fov**) (Hernández-Hernández, 2019; Pinaría et al., 2015); incluidos fungicidas, aceites esenciales y ACB como hongos del

género *Trichoderma* o de la bacteria *Pseudomonas*. Sin embargo, ninguno de estos métodos ha sido suficiente para mejorar la productividad del cultivo (Hernández-Hernández, 2019). De esta manera, es importante identificar y resaltar avances en el estudio de endófitos fúngicos como ACB, principalmente en el cultivo de vainilla contra especies de *Fusarium*, enfatizando la investigación hacia brechas de información y desafíos actuales.

El planteamiento anterior permite preguntarse: ¿cuántos artículos científicos abordan el uso potencial de hongos endófitos como agentes de control biológico en el modelo de estudio de especies de *Vanilla - Fusarium* patogénico? Partiendo de que la literatura científica disponible sobre el uso de estos microorganismos como agentes de control biológico contra patógenos fungosos de vainilla hasta la fecha es escasa; a pesar de la importancia comercial del cultivo de vainilla en el mundo, principalmente para las regiones donde se distribuye y cultiva el género (en su mayoría zonas tropicales y subtropicales), y la relevancia genética y riqueza de hongos endófitos que representan en los parientes silvestres de esta orquídea.

De esta forma, este trabajo tiene por objetivo, la revisión de literatura científica sobre el avance aplicado en el uso de hongos endófitos como una alternativa microbiana de control biológico para el manejo de patógenos fungosos del género *Fusarium* en plantas cultivadas y en especies de *Vanilla*, mediante la recopilación de literatura científica en bases de datos y motores de búsqueda virtuales; y la relación de estudios sobre la evaluación de hongos endófitos como agentes de control biológico de patógenos fungosos en diferentes cultivos comerciales, enfatizando en plantas cultivadas y en especies de *Vanilla*, a través del análisis de investigación aplicada en la literatura encontrada.

2. METODOLOGÍA

2.1. Búsqueda de literatura

Se realizó una búsqueda, principalmente, de artículos científicos publicados hasta diciembre del año 2020, sobre ecología de hongos endófitos, su aislamiento y evaluación como agentes de control biológico en cultivos de interés agrícola y comercial, enfatizando en el cultivo de vainilla. Así como literatura sobre la interacción de especies de *Vanilla* como hospedero y *Fusarium* con actividad patogénica según reportes de investigación.

Se consultaron las bases de datos de Scopus, ScienceDirect, Jstore, Web of Science, Wiley Online Library usando acceso con licencia de la Pontificia Universidad Javeriana (PUJ). También, los portales de búsqueda de libre acceso ResearchGate, Scielo, Mendeley y Google Scholar, usando ecuaciones de búsqueda con palabras clave como: “Biological Control”,

“Biocontrol”, “Fungal Endophytes”, “Endophytic Fungi” “Fusarium”, “Vanilla”, “Orchids”, y como criterio de exclusión utilizando el término “Fungal entomopathogenic” o “Entomopathogenic”. La búsqueda de literatura se realizó principalmente por medio de la búsqueda avanzada en los motores y/o bases de datos, para que la búsqueda fuera más completa, respecto a los términos usados.

Además, se buscó en las referencias bibliográficas de los artículos seleccionados con el fin de rescatar otros estudios potencialmente incluíbles para la revisión. Dichos artículos fueron localizados a través de Google Scholar y ScienceDirect, principalmente. Se consultaron otras fuentes de literatura secundaria como tesis doctorales, memorias de conferencias, y reportes técnicos. Los artículos de revisión encontrados no se usaron como fuente de información directa, sino como base para la búsqueda de artículos científicos investigativos.

2.2. Organización de la información

Inicialmente, para la selección de los documentos se tuvo en cuenta su relevancia para el presente trabajo, revisando principalmente, el título, abstract, introducción y conclusiones, y en algunos casos los artículos completos. Se consideraron los artículos científicos que reunieran las características apropiadas y que de libre acceso. Finalmente, los documentos seleccionados se organizaron por medio de gestor bibliográfico Mendeley en carpetas, siguiendo la estructura de la Figura 1.

2.3. Análisis de la información

Para el análisis de la información encontrada, se realizaron fichas técnicas de los documentos. Los datos registrados fueron: autor(es), año de publicación, título del documento, tipo de documento, objetivo de estudio, diseño de estudio, conclusiones. Con base en la información registrada, se realizó un análisis sobre los artículos con las ideas y aspectos más importantes y relevantes para el tema de estudio, teniendo en cuenta la información contenida, principalmente, en los resúmenes y conclusiones de dichos artículos.

3. RESULTADOS

3.1. Búsqueda de literatura

En la Tabla 1 se muestran las ecuaciones de búsqueda empleadas en los motores de búsqueda. Se emplearon 16 ecuaciones de búsqueda, algunas de ellas solo con leves

modificaciones, pero que alteran en gran medida los resultados encontrados. En algunos motores de búsqueda se recurrió a la búsqueda por campos de referencia como título, resumen y palabras clave. Aunque en la búsqueda inicial de literatura se eligieron 280 documentos, finalmente se seleccionaron 211 que se consideraron relevantes para el objetivo de esta revisión; es decir aquellos que se enfocaban en la evaluación de hongos endófitos como ACB sobre patógenos fúngos, principalmente en el cultivo de vainilla. Estos documentos se organizaron siguiendo el esquema de la Figura 2.

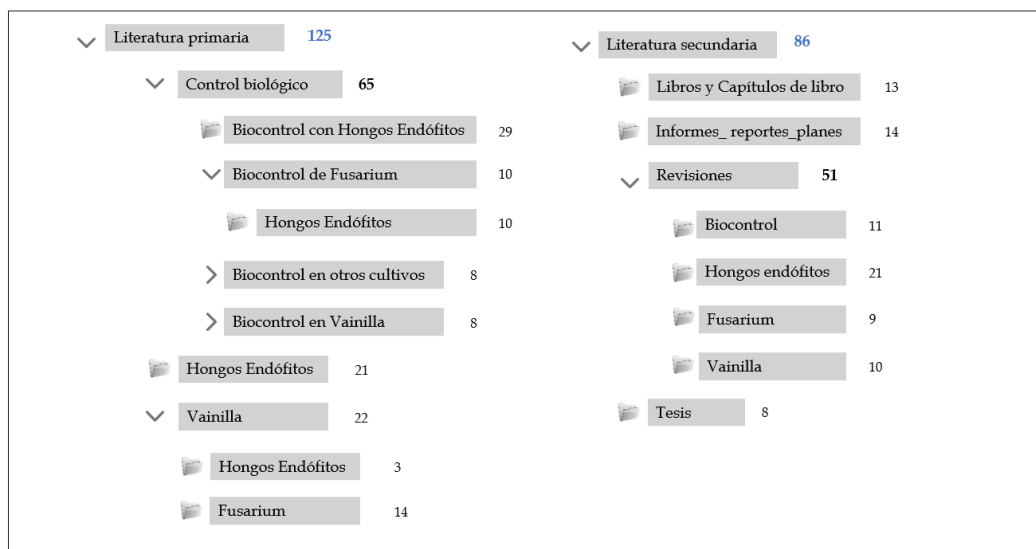


Figura 2. Esquema de organización de los artículos. Los números indican la cantidad de documentos encontrados para el tema particular y/o tipo de documento.

Tabla 1. Ecuaciones de búsqueda empleadas en los motores de búsqueda

#	Ecuaciones de búsqueda	ScienceDirect				Scopus			
		BA		BB		BA		BB	
		AI	AR	AI	AR	AI	AR	AI	AR
1	"Biological Control" AND "Fungal Endophytes"	27	3	229	44	132	11	2733	468
2	"Biological control" AND "Fungal Endophytes" NOT "Entomopathogenic"	22	2	179	35	118	8	2132	341
3	"Biological Control" AND "Fungal Endophytes" AND "Fusarium"	11	1	140	31	46	2	1442	293
4	"Biological Control" AND "Fungal Endophytes" AND "Fusarium" NOT "Entomopathogenic"	9	1	114	25	42	2	1164	206
5	"Biological Control" AND "Fungal Endophytes" AND "Fusarium" AND "Orchids"	0	0	8	6	0	0	94	34
6	"Biological Control" AND "Fungal Endophytes" AND "Fusarium" AND "Vanilla"	0	0	0	3	0	0	23	5
7	"Biocontrol" AND "Fungal Endophytes"	36	4	247	61	130	15	2743	507
8	"Biocontrol" AND "Fungal Endophytes" NOT "Entomopathogenic"	30	3	196	53	125	12	2168	393
9	"Biocontrol" AND "Fungal Endophytes" AND "Fusarium"	10	0	170	40	45	2	1386	293
10	"Biocontrol" AND "Fungal Endophytes" AND "Fusarium" AND "Orchids"	0	0	12	10	0	0	94	35
11	"Biocontrol" AND "Fungal Endophytes" AND "Fusarium" AND "Orchids" NOT "Entomopathogenic"	0	0	7	9	0	0	78	28
12	"Biocontrol" AND "Fungal Endophytes" AND "Fusarium" AND "Vanilla"	0	0	1	0	0	0	26	5
13	"Vanilla" AND "Fusarium"	3	0	71	40	33	2	461	63
14	"Vanilla" AND "Fusarium" AND "Biocontrol"	0	0	13	3	3	0	204	16
15	"Vanilla" AND "Fusarium" AND "Biological control"	0	0	9	6	4	0	161	12
16	"Vanilla" AND "Fungal endophytes"	0	1	5	2	1	1	77	11

Los valores registrados corresponden al resultado de artículos encontrados en cada motor de búsqueda, por medio de los dos tipos de búsqueda. No a los artículos seleccionados

BA=Búsqueda avanzada, BB=Búsqueda básica, AI=Artículo de investigación, AR=Artículo de revisión

#	Ecuaciones de búsqueda	Web of Science				Wiley Online Library				Scielo			
		BA		BB		BA		BB		BA		BB	
		AI	AR	AI	AR	AI	AR	AI	AR	AI	AR	AI	AR
1	"Biological Control" AND "Fungal Endophytes"	110	11	165	22	140	0	3184	0	1	0	1	0
2	"Biological control" AND "Fungal Endophytes" NOT "Entomopathogenic"	37	3	154	18	0	0	0	0	1	0	1	0
3	"Biological Control" AND "Fungal Endophytes" AND "Fusarium"	10	0	51	4	9	0	734	0	0	0	0	0
4	"Biological Control" AND "Fungal Endophytes" AND "Fusarium" NOT "Entomopathogenic"	10	0	49	4	0	0	0	0	0	0	0	0
5	"Biological Control" AND "Fungal Endophytes" AND "Fusarium" AND "Orchids"	0	0	0	0	4	0	254	0	0	0	0	0
6	"Biological Control" AND "Fungal Endophytes" AND "Fusarium" AND "Vanilla"	0	0	0	0	2	0	18	0	0	0	0	0
7	"Biocontrol" AND "Fungal Endophytes"	45	7	143	29	31	0	586	0	0	0	3	0
8	"Biocontrol" AND "Fungal Endophytes" NOT "Entomopathogenic"	45	5	148	26	0	0	0	0	0	0	3	0
9	"Biocontrol" AND "Fungal Endophytes" AND "Fusarium"	16	1	47	4	6	0	291	0	0	0	0	0
10	"Biocontrol" AND "Fungal Endophytes" AND "Fusarium" AND "Orchids"	0	0	0	0	0	0	21	0	0	0	0	0
11	"Biocontrol" AND "Fungal Endophytes" AND "Fusarium" AND "Orchids" NOT "Entomopathogenic"	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
12	"Biocontrol" AND "Fungal Endophytes" AND "Fusarium" AND "Vanilla"	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0
13	"Vanilla" AND "Fusarium"	21	1	26	1	4	0	148	0	6	0	7	0
14	"Vanilla" AND "Fusarium" AND "Biocontrol"	0	0	2	0	0	0	9	0	0	0	1	0
15	"Vanilla" AND "Fusarium" AND "Biological control"	1	0	2	0	1	0	105	0	0	0	0	0
16	"Vanilla" AND "Fungal endophytes"	1	1	2	1	2	0	25	0	0	0	1	0

Los valores registrados corresponden al resultado de artículos encontrados en cada motor de búsqueda, por medio de los dos tipos de búsqueda. No a los artículos seleccionados

BA=Búsqueda avanzada, BB=Búsqueda básica, AI=Artículo de investigación, AR=Artículo de revisión

3.2. Organización y análisis de la información

A partir de la organización de la literatura encontrada por tipo de texto y tema, se obtuvieron 65 artículos científicos sobre hongos endófitos en diferentes cultivos y su potencial como biocontroladores; de los cuales 20 se seleccionaron por presentar un enfoque en la actividad antagonista de los hongos endófitos sobre especies con actividad patogénica de *Fusarium*. Por último, del total de los artículos consultados, ocho de estos artículos fueron específicos al cultivo de vainilla, donde en cinco se evalúa el potencial de hongos y bacterias rizosféricas como agentes de control biológico contra *F. oxysporum* f. sp. *radicis-vanillae* o *F. oxysporum* f. sp. *vanillae*; mientras los tres restantes se enfocan en la evaluación de bacterias endófitas y rizosféricas como antagonistas (Tabla 2).

Con base en la información científica encontrada, es posible justificar el planteamiento de la relación hongos endófitos-*Vanilla-Fusarium* patogénico en Colombia y el mundo, como un modelo de estudio promisorio. Lo anterior teniendo en cuenta, la cantidad mínima de artículos científicos encontrados hasta la fecha respecto al control biológico de **Forv** y **Fov** en cultivos de vainilla (Tabla 2). Cada artículo se revisó considerando su relevancia para el presente trabajo, es decir, que se enfocaran principalmente en el control biológico de *F. oxysporum* f. sp. *radicis-vanillae* en especies de *Vanilla*, y, que se hiciera uso de hongos endófitos como ACB.

En este sentido, se resalta que aún no se ha evaluado el uso de hongos endófitos como potenciales ACB en cultivos de vainilla, a pesar que ya se han aislado y reportado estos microorganismos de plantas de vainilla en algunas investigaciones (Tabla 3). Por otro lado, los hongos endófitos de *Vanilla* aparentemente juegan un papel en la protección de la planta y en el desarrollo de las propiedades organolépticas del fruto (Khoiratty et al., 2015). Además, al colonizar el tejido radical, podrían participar, hasta cierto punto, en la transferencia de nutrientes a la planta promoviendo su crecimiento (Flanagan & Mosquera-Espinosa, 2016; Khoiratty et al., 2015; Ordoñez et al., 2012).

Tabla 2. Literatura científica sobre el control biológico de *F. oxysporum* f. sp. *vanillae* (Fov) en especies de *Vanilla*

Microorganismo	Agente de control biológico	Resultados biocontrol	Cita*
Bacterias	<i>Staphylococcus xylosus</i> <i>Serratia</i> sp. <i>Stenotrophomonas</i> sp. <i>Pseudomonas</i> sp.	<p>_ Hasta un 90% de actividad antagonica <i>in vitro</i> contra Fov en tres medios de cultivo (PDA, Agar Nutriente y Czapek).</p> <p>_ En suelo inoculado con el patógeno, inicialmente los esquejes presentaron sintomas de clorosis, pero no fueron significativamente distintos del control negativo.</p> <p>_ <i>Pseudomonas</i> sp. presentó sintimas de clorosis, pudrición de tejido y posteriormente la muerte del esqueje.</p>	Adame-García et al. (2015)
	Cepa bacteriana B1M11	En ensayos preliminares <i>in vitro</i> , de 35 colonias de bacterias aisladas, solo un aislamiento mostró capacidad para inhibir el crecimiento de <i>F. oxysporum</i> , con la formación de un halo de inhibición en el medio de cultivo.	Jiménez-Quesada et al., 2015
	<i>Bacillus amyloliquefaciens</i>	<i>B. amyloliquefaciens</i> produjo inhibidores de hongos en el medio de cultivo, en los ensayos de biocontrol contra diferentes patógenos, produciendo una zona de inhibición de entre 3 y 12 mm.	White et al., 2014
Hongos y bacterias rizosféricos	<i>Trichoderma harzianum</i> <i>Paecilomyces</i> sp. <i>Pseudomonas fluorescens</i>	<p>_ En condiciones <i>in vitro</i> los aislamientos mostraron más del 50% de inhibición contra Fov.</p> <p>_ En los ensayos <i>in planta</i>, <i>Paecilomyces</i> mostró un 100% de biocontrol contra Fov, mientras <i>T. harzianum</i> y <i>P. fluorescens</i> solo alcanzaron un 40%.</p> <p>_ Ninguno de los aislamientos de npFo mostraron inhibición contra el desarrollo de Fov.</p>	Bhai et al., 2009
	<i>Trichoderma harzianum</i> <i>Pseudomonas fluorescens</i> <i>Bacillus subtilis</i>	_ El porcentaje de inhibición de los tres aislamientos antagonistas estuvo entre 70% y 90%, en promedio, contra seis aislamientos diferentes de Fov.	Gangadara et al., 2010

Continuación Tabla 2

Microorganismo	Agente de control biológico	Resultados biocontrol	Cita*
	<i>Trichoderma harzianum</i> <i>Pseudomonas fluorescens</i>	<p>_ En los ensayos <i>in vitro</i> sobre el crecimiento micelial del patógeno, <i>P. fluorescens</i> expresó una alta eficacia registrando una zona de inhibición de 25 mm, seguido por <i>T. harzianum</i>.</p> <p>_ En condiciones de campo, un tratamiento de <i>P. fluorescens</i> seguido de la aspersión de carbendazim (0,2%) después de 30, registró la incidencia de enfermedad más baja de 4% en tres años.</p> <p>_ Mientras que el tratamiento de <i>P. fluorescens</i> seguido de <i>T. harzianum</i> 30 ddi y otra dosis de Pf 30 ddi, registró una reducción significativa de la enfermedad de un 70%.</p>	Jayasekhar et al., 2008
Hongos y bacterias rizosféricas	<i>Trichoderma</i> sp. <i>Pseudomonas fluorescens</i>	<p>_ Los aislamientos de <i>Trichoderma</i> presentaron una actividad antagónica cercana al 50% en condiciones <i>in vitro</i>. Además, en observación microscópica se encontró parasitismo directo y enrollamiento de <i>Trichoderma</i> alrededor de las hifas del patógeno, causando células inflamadas, deformadas y acortadas en este.</p> <p>_ En los ensayos en campo, el tratamiento que mostró mejores resultados frente a la incidencia de la enfermedad fue el que contenía a <i>Trichoderma</i> sp. y <i>P. fluorescens</i> junto con diferentes sustratos de quitina.</p>	Radjacommare et al., 2010
	<i>Trichoderma harzianum</i> <i>Pseudomonas fluorescens</i>	<p>_ El porcentaje de inhibición contra <i>F. oxysporum</i> expresado por <i>T. harzianum</i> fue de 80%, mientras que para <i>P. fluorescens</i> fue de 60%.</p> <p>_ En las evaluaciones en condiciones de invernadero, los porcentajes de incidencia de la enfermedad fue alrededor del 8%.</p>	Sandheep et al., 2012

*Las referencias están enlistadas en orden alfabético

Tabla 3. Hongos endófitos aislados de *Vanilla planifolia*

Fillum	Clase	Orden	Hongo endófito*	Origen geográfico	Referencia		
Ascomycota	Dothideomycetes	Botryosphaeriales	<i>Botryosphaeria ribis</i>	St. Anne, Réunion Island	Khoyratty et al. 2015		
			<i>Guignardia mangiferae</i>	St. André, Réunion Island	Khoyratty et al. 2015		
		Capnodiales	<i>Mycosphaerella marksii</i>	St. André, Réunion Island	Khoyratty et al. 2015		
			Pleosporales	<i>Bipolaris</i> sp.	Sucre, Colombia	Ordoñez et al. 2012	
			<i>Delitschia chaetomioides</i>	St. André, Réunion Island	Khoyratty et al. 2015		
			<i>Phoma</i> sp.	Antioquia, Colombia	Ordoñez et al. 2012		
		Eurotiomycetes	Eurotiales	<i>Aspergillus fumigatus</i>	Mare Longue, Réunion Island	Khoyratty et al. 2015	
	<i>Penicillium citrinum</i>			Mare Longue, Réunion Island	Khoyratty et al. 2015		
		Pezizomycetes	Pezizales	<i>Sarcosmataceae</i> spp.	St. André, Réunion Island	Khoyratty et al. 2015	
		Sordariomycetes	Diaporthales	<i>Diaporthe phaseolorum</i>	St. Anne, Réunion Island	Khoyratty et al. 2015	
				<i>Phomopsis phyllanthicola</i>	Mare Longue, Réunion Island	Khoyratty et al. 2015	
				<i>Phomopsis</i> sp.	Antioquia, Colombia	Ordoñez et al. 2012	
			Glomerellaceae	<i>Colletotrichum gloesporioides</i>	St. Anne, Réunion Island	Khoyratty et al. 2015	
			Hypocreales	<i>Acremonium implicatum</i>	St. Rose, Réunion Island	Khoyratty et al. 2015	
				<i>Fusarium oxysporum</i>	St. Anne, Réunion Island	Khoyratty et al. 2015	
				<i>Fusarium proliferatum</i>	St. André, Réunion Island	Khoyratty et al. 2015	
				<i>Fusarium scirpi</i>	St. André, Réunion Island	Khoyratty et al. 2015	
				<i>Purpureocillium lilacinum</i>	St. Anne, Réunion Island	Khoyratty et al. 2015	
				<i>Trichoderma</i> sp.	Sucre, Colombia	Ordoñez et al. 2012	
			Trichosphaeriales	<i>Nigrospora</i> sp.	St. André, Réunion Island	Khoyratty et al. 2015	
				Xylariales	<i>Hypoxyton</i> sp.	Sucre, Colombia	Ordoñez et al. 2012
				<i>Nemania bipapillata</i>	St. Rose, Réunion Island	Khoyratty et al. 2015	
				<i>Pestalotiopsis microspora</i>	St. Rose, Réunion Island	Khoyratty et al. 2015	
			<i>Xylaria</i> sp.	Antioquia, Colombia	Ordoñez et al. 2012		
		<i>Xylaria</i> sp.	St. André, Réunion Island	Khoyratty et al. 2015			
Basidiomycota	Agaricomycetes	Polyporales	<i>Perenniporia nanlingensis</i>	St. André, Réunion Island	Khoyratty et al. 2015		
	Zygomycetes	Mucorales	<i>Cunninghamella blakesleana</i>	Takamaka, Réunion Island	Khoyratty et al. 2015		

*Los microorganismos están enlistados en orden alfabético

4. DISCUSIÓN

4.1. Control biológico de hongos endófitos sobre especies patógenas de *Fusarium*

Los hongos endófitos como ACB, son una estrategia promisoriosa al ser utilizados por producir sustancias fungicidas y como un recurso que está presente dentro del mismo sistema natural. Es posible encontrar casos de estudio donde estos microorganismos han dado resultados exitosos controlando la actividad patógena de otros hongos. Por ejemplo, el hongo endófito *Botryosphaeria quercum* mostró un gran efecto biocontrolador sobre patógenos de *Theobroma cacao*, como *Phytophthora palmovira*, *Moniliophthora roreri*, *Aspergillus flavus* y *Fusarium solani*, donde la competencia por sustrato fue el principal mecanismo usado bajo condiciones *in vitro*, comparado con la acción de hongos conocidos por su acción micoparasitaria como *Trichoderma* (Villamizar-Gallardo et al., 2017; Calvo et al., 2012).

Igualmente, el uso de hongos endófitos aislados de plantas medicinales, como el narciso (*Narcissus pseudonarcissus*), el pino (*Pinus massoniana*) o el áloe (*Aloe dhufarensis*) se ha

realizado por el valor antimicrobiano que muchas de estas plantas poseen (Al-Rashdi et al., 2020; Xiang et al., 2016). Abro et al. (2019) usaron aislamientos de hongos endófitos de tomate, anís, mangle y el árbol de Aquilaria basándose en reportes del valor de los compuestos bioactivos que estos producen, más no en la actividad directa que los hongos endófitos ejercen. Los resultados obtenidos con estos hongos endófitos fueron positivos, tanto en condiciones *in vitro* al inhibir el crecimiento micelial de *Fusarium oxysporum* f. sp. *cucumerinum*, como *in vivo* al reducir significativamente los síntomas causados en plantas de pepino, y al influir en el crecimiento y aumento de biomasa de las plantas.

Por otro lado, la evaluación de especies no patogénicas de *F. oxysporum* (npFo) con capacidad de reducir la incidencia y severidad de enfermedades de origen fungoso, hace de estos aislamientos potenciales agentes de control biológico. Sin embargo, su selección requiere un mayor cuidado al existir la posibilidad de que promuevan un mayor desarrollo de la enfermedad (Forsyth et al., 2006). Otras especies como *F. graminearum* endófito de uchuva (*Physalis peruviana*), ha mostrado actividad biocontroladora sobre *F. verticillioides* en condiciones *in vitro* (Manosalva & Mosquera-Espinosa, 2014). En tanto, *F. equiseti* redujo la severidad de la enfermedad causa por *F. oxysporum* f. sp. *spinaciae* en espinaca (*Spinacia oleracea*), disminuyendo la producción de nuevas conidias de la cepa patogénica (Horinouchi et al., 2010).

Sin embargo, los hongos endófitos también se reportan en la literatura como patógenos o saprófitos latentes, ya que podrían desarrollarse en detrimento de su hospedero, actuando en cualquiera de estos dos roles en respuesta a factores ambientales o la disminución en la expresión de genes de resistencia de sus hospederos (Porrás-Alfaro & Bayman, 2011). En ciertas plantas, algunos hongos endófitos son patógenos o están relacionados filogenéticamente con otros hongos comúnmente reportados como patógenos (Tabla 4). Por ejemplo, se han reportado hongos de los géneros *Colletotrichum*, *Xylaria* y *Fusarium* (Teleomorfo: *Nectria*) como endófitos en *Theobroma cacao* (Arnold et al., 2003). Pero en cultivos de cereales, tomate, algodón, pepino y orquídeas, especies de *Fusarium* y *Colletotrichum* también son reportados como patógenos que causan pérdidas económicas (Rojas et al., 2020; Abro et al., 2019; Sarsaiya et al., 2019; Srivastava et al., 2018). También existe el caso, con especies de *Xylaria* que se reportan como hongos micorrízicos orquídeoides en *Oeceoclades maculata* (Bayman et al., 2016).

Tabla 4. Especies de hongos que son endófitos en cultivos comerciales y fitopatógenos en otros cultivos comerciales

Especies de hongos	Rol ecológico	Cultivo hospedero	Referencias
<i>Alternaria</i> sp.	Endófito	Planta aceite de té, Tea-Oil Plant (<i>Camellia oleifera</i>) Orquídea <i>Dendrobium</i> spp.	(Yu et al., 2018) (Hajong & Kapoor, 2020)
	Patógeno	Uchuva, Cape gooseberry (<i>Physalis peruviana</i>) Sorgo, Sorghum (<i>Sorghum bicolor</i>)	(Manosalva-Esteba & Mosquera-Espinosa, 2014) (Rajini et al., 2019)
<i>Aspergillus</i> sp.	Endófito	Arroz, Asian rice (<i>Oryza sativa</i>)	(Potshangbam et al., 2017)
	Patógeno	Fresa, Strawberry (<i>Fragaria x ananassa</i>)	(Morales-Mora et al., 2020)
<i>Cladosporium cladosporioides</i>	Endófito	Pepino, Cucumber (<i>Cucumis sativus</i>)	(Huang et al., 2020)
	Patógeno	Uchuva, Cape gooseberry (<i>Physalis peruviana</i>)	Manosalva-Esteba & Mosquera-Espinosa, 2014)
<i>Colletotrichum gloesporioides</i>	Endófito	Cacao (<i>Theobroma cacao</i>)	(Villamizar-Gallardo et al., 2018; Mejía et al., 2008; Arnold et al., 2003)
	Patógeno	Pepino, Cucumber (<i>Cucumis sativus</i>)	(Huang et al., 2020)
		Planta aceite de té, Tea-Oil Plant (<i>Camellia oleifera</i>)	(Yu et al., 2018)
		Uva isabella, Fox grape (<i>Vitis labrusca</i>)	(Brum et al., 2012)
		Vainilla, Vanilla (<i>Vanilla planifolia</i>)	(Talubnak & Soyong, 2010)
		Aguacate, Avocado (<i>Persea americana</i>)	Rodríguez-López et al., 2009)
		Helecho Hoja de cuero, Leatherleaf fern (<i>Rumohra adiantiformis</i>), Limero, Lime (<i>Citrus aurantifolia</i>), Carambolo, Star fruit (<i>Averrhoa carambola</i>)	(Baquero et al., 2013)
<i>Colletotrichum</i> sp.	Endófito	Cedrillo, American muskwood (<i>Guarea guidonia</i>) Tomate, Tomato (<i>Solanum lycopersicum</i>)	(Gamboa & Bayman, 2001) (Andrade-Linares et al., 2011)
	Patógeno	Fresa, Strawberry (<i>Fragaria x ananassa</i>)	(Morales-Mora et al., 2020)
<i>Curvularia</i> sp.	Endófito	Cedrillo, American muskwood (<i>Guarea guidonia</i>)	(Gamboa & Bayman, 2001)
		Pepino, Cucumber (<i>Cucumis sativus</i>)	(Huang et al., 2020)
	Patógeno	Sorgo, Sorghum (<i>Sorghum bicolor</i>)	(Rajini et al., 2019)
		Fresa, Strawberry (<i>Fragaria x ananassa</i>)	(Morales-Mora et al., 2020)
<i>Epicoccum sorghum</i>	Endófito	Maíz, Maize (<i>Zea mays</i>)	(Potshangbam et al., 2017)
	Patógeno	Sorgo, Sorghum (<i>Sorghum bicolor</i>)	(Rajini et al., 2019)
<i>Fusarium equiseti</i>	Endófito	Espinaca, Spinach (<i>Spinacia oleracea</i>)	(Horinouchi et al., 2010)
		Pepino, Cucumber (<i>Cucumis sativus</i>)	(Huang et al., 2020)
	Patógeno	Arroz, Asian rice (<i>Oryza sativa</i>)	(Potshangbam et al., 2017)
		Orquídea <i>Dendrobium</i> spp. Maíz, Maize (<i>Zea mays</i>)	(Guo et al., 2020) (Dharanendra-Swamy et al., 2020)
<i>Fusarium graminearum</i>	Endófito	Uchuva, Cape gooseberry (<i>Physalis peruviana</i>) Maíz, Maize (<i>Zea mays</i>)	(Manosalva-Esteba & Mosquera-Espinosa, 2014) (Gimeno et al., 2020; Abdallah et al., 2018)
	Patógeno	Trigo, Bread wheat (<i>Triticum aestivum</i>)	(Abaya et al., 2021; Rojas et al., 2020b; Zhang et al., 2019)
<i>Fusarium oxysporum</i>	Endófito	Maíz, Maize (<i>Zea mays</i>)	(Potshangbam et al., 2017)
		Arroz, Asian rice (<i>Oryza sativa</i>)	(Potshangbam et al., 2017)
		Banano, Banana (<i>Musa</i>)	(Forsyth et al., 2006)
	Patógeno	Orquídea <i>Dendrobium</i> spp.	(Hajong & Kapoor, 2020)
		Uva isabella, Fox grape (<i>Vitis labrusca</i>)	(Brum et al., 2012)
		Vainilla, Vanilla (<i>Vanilla planifolia</i>)	(Koyyapurath et al., 2015)
		Uchuva, Cape gooseberry (<i>Physalis peruviana</i>)	(Chaves-Gómez et al., 2018; Manosalva-Esteba & Mosquera-Espinosa, 2014)
Patógeno	Banano, Banana (<i>Musa</i>)	(Ting et al., 2010; Forsyth et al., 2006)	
	Pepino, Cucumber (<i>Cucumis sativus</i>)	(Huang et al., 2020)	
	Tomate, Tomato (<i>Solanum lycopersicum</i>)	(Malandrakis et al., 2018)	
<i>Fusarium solani</i>	Endófito	Cacao (<i>Theobroma cacao</i>)	(Mejía et al., 2008)
		Tomate, Tomato (<i>Solanum lycopersicum</i>)	(Malandrakis et al., 2018)
	Patógeno	Orquídea <i>Dendrobium</i> spp. Fresa, Strawberry (<i>Fragaria x ananassa</i>) Frijol, Bean (<i>Phaseolus vulgaris</i>)	(Hajong & Kapoor, 2020) (Morales-Mora et al., 2020) (Eke et al., 2020)
<i>Fusarium</i> sp.	Endófito	Planta aceite de té, Tea-Oil Plant (<i>Camellia oleifera</i>)	(Yu et al., 2018)
	Patógeno	Sorgo, Sorghum (<i>Sorghum bicolor</i>)	(Rajini et al., 2019)
		Papaya (<i>Carica papaya</i>) Uva isabella, Fox grape (<i>Vitis labrusca</i>)	(Barrera-Necha & García-Barrera, 2008) (Brum et al., 2012)
<i>Fusarium verticillioides</i>	Endófito	Sorgo, Sorghum (<i>Sorghum bicolor</i>)	(Rajini et al., 2019)
	Patógeno	Uchuva, Cape gooseberry (<i>Physalis peruviana</i>)	(Manosalva-Esteba & Mosquera-Espinosa, 2014)

Continuación Tabla 4

Especies de hongos	Rol ecológico	Cultivo hospedero	Referencias
<i>Lasiodiplodia theobromae</i>	Endófito	Madera de Agar, Agarwood (<i>Aquilaria sinensis</i>) Cacao (<i>Theobroma cacao</i>)	(Abro et al., 2019) (Villamizar-Gallardo et al., 2018)
	Patógeno	Marañón, Cashew nut (<i>Anacardium occidentale</i>)	(Muniz et al., 2010)
<i>Neurospora</i> sp.	Endófito	Madera de Agar, Agarwood (<i>Aquilaria sinensis</i>)	(Abro et al., 2019)
	Patógeno	Pino rojo, Scots pine (<i>Pinus sylvestris</i>)	(Kuo et al., 2014)
<i>Penicillium citrinum</i>	Endófito	Banano, Banana (<i>Musa paradisiaca</i>)	Ting et al., 2012)
	Patógeno	Naranja, Orange (<i>Citrus x sinensis</i>)	(Carvalho et al., 2020)
<i>Penicillium</i> sp.	Endófito	Tomate, Tomato (<i>Lycopersicon esculentum</i>)	Abro et al., 2019)
		Maíz, Maize (<i>Zea mays</i>)	(Potshangbam et al., 2017)
		Arroz, Asian rice (<i>Oryza sativa</i>)	(Potshangbam et al., 2017)
		Planta aceite de té, Tea-Oil Plant (<i>Camellia oleifera</i>)	(Yu et al., 2018)
	Patógeno	Orquídea <i>Dendrobium</i> spp.	(Hajong & Kapoor, 2020)
		Naranja, Orange (<i>Citrus x sinensis</i>)	(Carvalho et al., 2020; Delgado et al., 2019)
		Cedrillo, American muskwood (<i>Guarea guidonia</i>)	(Gamboa & Bayman, 2001)
<i>Pestalotiopsis</i> sp. (sinonimia: <i>Pestalotia</i> sp.)	Endófito	Planta aceite de té, Tea-Oil Plant (<i>Camellia oleifera</i>)	(Yu et al., 2018)
		Vainilla, Vanilla (<i>Vanilla planifolia</i>)	(Khojraty et al. 2015)
	Patógeno	Planta aceite de té, Tea-Oil Plant (<i>Camellia oleifera</i>)	(Yu et al., 2018)
		Fresa, Strawberry (<i>Fragaria x ananassa</i>)	(Morales-Mora et al., 2020)
		Olivo chino, Chinese white olive (<i>Canarium album</i>)	(Chen et al., 2019)
<i>Phomopsis</i> sp.	Endófito	Cedrillo, American muskwood (<i>Guarea guidonia</i>)	(Gamboa & Bayman, 2001)
		Tomate, Tomato (<i>Solanum lycopersicum</i>)	(Andrade-Linares et al., 2011)
	Patógeno	Amaranto, Amaranth (<i>Amaranthus</i> sp.)	(Ortiz-Ribbing & Williams, 2006)
		Cardo lanudo, Saffron thistle (<i>Carthamus lanatus</i>)	(Udayanga et al., 2011; Ash et al., 2010)
<i>Rhizoctonia solani</i>	Endófito	Pepino, Cucumber (<i>Cucumis sativus</i>)	Huang et al., 2020)
		Cedrillo, American muskwood (<i>Guarea guidonia</i>)	(Gamboa & Bayman, 2001)
		Orquídea <i>Lepanthes</i> spp.	(Bayman et al., 1997)
		Pepino, Cucumber (<i>Cucumis sativus</i>)	(Huang et al., 2020)
	Patógeno	Maíz, Maize (<i>Zea mays</i>)	(Potshangbam et al., 2017)
		Arroz, Asian rice (<i>Oryza sativa</i>)	(Santos de Franca et al., 2014)
		Papa, Potato (<i>Solanum tuberosum</i>)	(Brewer & Larkin, 2005)

*Los microorganismos están enlistados en orden alfabético

4.2. interacción *Vanilla-Fusarium*

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

Igualmente, se ha encontrado en los últimos años un aumento en el área de extensión del cultivo de vainilla y una disminución en la producción y el rendimiento de los mismos (Figura 3). Lo anterior, podría ser explicado por el aumento de la incidencia de la enfermedad de pudrición de tallos y raíces causada por especies patogénicas del hongo *Fusarium* a medida que transcurren los años de siembra continua, disminuyendo a su vez la producción de los cultivos de vainilla (Xiong et al. 2015; Zhao et al., 2012). Para esto, algunos autores sugieren que la vainilla debe ser monocultivada durante menos de 10 años, y así evitar pérdidas significativas en su producción (Xiong et al. 2015).

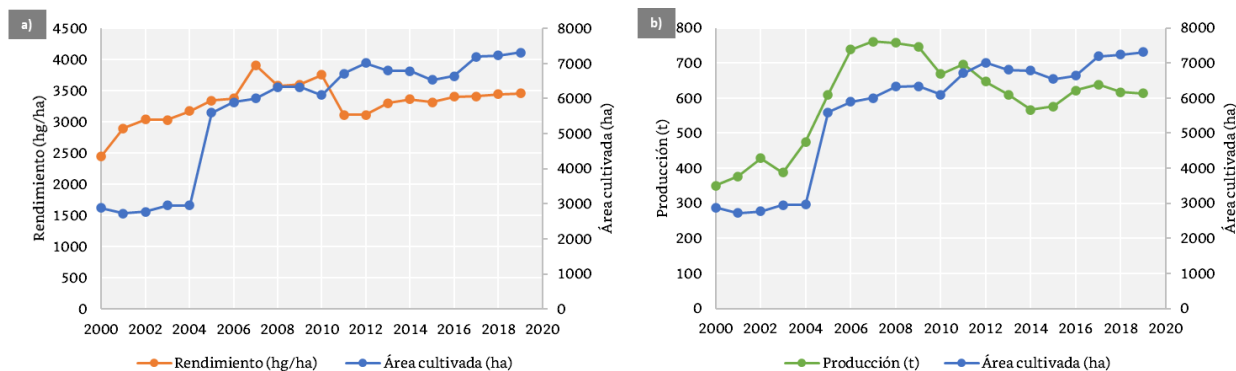


Figura 3. Comparación de la producción del cultivo de vainilla en el mundo entre el año 2000-2019. a) Área de cultivo de vainilla vs. Rendimiento de vainilla b) Área de cultivo de vainilla vs. Producción de vainilla durante 2014-2019 (FAOSTAT, 2019).

La sintomatología de esta enfermedad diferencia a las especies *F. oxysporum* f. sp. *radicis-vanillae* (**Forv**) (Koyyappurath et al., 2015a; Koyyappurath et al., 2015b) y *F. oxysporum* f. sp. *vanillae* (**Fov**) (Hernández-Hernández, 2019; Pinaría et al., 2015; Bhai & Dhanesh, 2008). El hongo **Forv** se restringe a las células corticales y no invade el sistema vascular en especies susceptibles de vainilla; por lo que la progresión de las hifas se limita a las paredes del cuello de la raíz y a las raíces emergentes provocando una coloración marrón en estas (Koyyappurath et al., 2015a; Koyyappurath et al., 2015b). Mientras que, el hongo **Fov** primero afecta a la raíz y luego se propaga sistémicamente a través del sistema vascular de la planta provocando clorosis, decoloración interna y necrosis (Hernández-Hernández, 2019; Pinaría et al., 2015). Ambos casos terminan en la muerte total de la planta, y en la permanencia del hongo en el suelo, gracias al desarrollo de estructuras de resistencia, principalmente clamidosporas (Hernández-Hernández, 2019; Casillas-Isiordia et al., 2017; Koyyappurath et al., 2015b).

4.3. Control biológico de *Fusarium* en *Vanilla*

En los cultivos de vainilla comercial, para controlar el desarrollo de la pudrición de raíces y tallos (RSR), los fungicidas comúnmente utilizados son carbendazim y mezcla de Burdeos (Bouillie Bordelaise) (Hernández-Hernández, 2014). Sin embargo, para reducir el uso de estas sustancias también se utilizan prácticas agronómicas como el manejo de un buen drenaje del suelo y un mayor flujo de aire, o estableciendo distancias de siembra adecuadas entre plantas para evitar el exceso de luz solar y sombra, entre otros factores (Hernández - Hernández, 2019).

Para contraatacar a Forv y a Fov en el cultivo de vainilla, también se han utilizado aceites esenciales como los aceites de canela, tomillo y clavo (Hernández-Hernández, 2014). Aunque el efecto de los aceites esenciales contra patógenos es bueno, debido principalmente a su carácter volátil, su uso en campo podría conducir a una baja persistencia de su efecto en el tiempo, lo que hace perder su efectividad (Eke et al., 2020; Barrera-Necha & García-Barrera, 2008).

Sobre el control biológico de *Fusarium* en *Vanilla*, los estudios encontrados presentan aspectos a señalar, como la evaluación de antagonistas reportados con éxito en la literatura - especies del hongo *Trichoderma* o de la bacteria *Pseudomonas* - contra el hongo fitopatógeno *F. oxysporum* f. sp. *vanillae* (Radjacommare et al., 2014; Sandheep et al., 2012; Jayasekhai et al., 2008). En estos estudios, *Trichoderma* mostró un porcentaje de inhibición del crecimiento del patógeno del 50% al 80% bajo condiciones *in vitro*. Además, las enzimas quitinolíticas producidas por *Trichoderma* se aislaron y se evaluó su actividad antagónica. Los autores demostraron que la actividad de las enzimas sobre un sustrato de quitina no era significativa (alrededor del 30%). Pero la actividad enzimática de las cepas de *Trichoderma* aumentaba cuando este se encontraba en presencia de quitina respecto al tratamiento sin presencia de quitina, lo que respalda la actividad antagonista de *Trichoderma* (Radjacommare et al., 2014). Finalmente, se destaca el potencial de cepas seleccionadas de *Trichoderma* en el control biológico de patógenos de la vainilla y sus metabolitos como productos de control biológico. Incluso, se concluye que la acción integrada de *Trichoderma* y *Pseudomonas*, y sus metabolitos podría mejorar su actividad de biocontrol contra Fov en vainilla (Sandheep et al., 2012; Jayasekhar et al., 2008).

Bhai et al. (2009) reportaron a *Paecilomyces* como un potencial agente de control biológico de la pudrición de raíces y tallos en vainilla, en comparación con *Trichoderma* o *Pseudomonas*, al presentar de un 65% a 100% de porcentaje de inhibición de patógenos en ensayos *in vitro* y en invernadero, respectivamente. También se ha reportado a *Bacillus subtilis* como otro antagonista bacteriano que controla a Fov en condiciones *in vitro* (Gangadara et al., 2010). White et al. (2014) evaluaron a *Bacillus amyloliquefaciens* como una bacteria endófitas sistémica de plantas de vainilla, que promueve el crecimiento de las plántulas y produce inhibidores de hongos en cultivo contra fitopatógenos, incluidos *F. oxysporum*, *Colletotrichum dematium*, *Lasioidiplodia theobromae* y *Alternaria alternata*.

Adame-García et al. (2015) demostraron que las rizobacterias asociadas con *V. planifolia*, incluidos *Staphylococcus*, *Serratia* y *Stenotrophomonas*, tienen una capacidad antagonista contra Fov en condiciones *in vitro*. Pero en la evaluación del invernadero los tratamientos mostraron la expresión de síntomas de clorosis, pudrición de tejidos e incluso la muerte de esquejes. Finalmente, los autores demostraron que no existe una correlación positiva entre el antagonismo expresado en condiciones de laboratorio y el expresado en condiciones de campo. Igualmente, la selección de plantas de *V. planifolia* resistentes a Fov

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

5. CONCLUSIONES Y ASPECTOS FUTUROS

De acuerdo con la literatura científica encontrada, la interacción hongos endófitos-*Vanilla-Fusarium* es un sistema de estudio prometedor para identificar hongos endófitos con potencial biocontrol sobre hongos patógenos del género *Fusarium* en cultivos de vainilla, y así evitar o reducir la incidencia de la pudrición de raíces y tallos en estas plantas. Lo anterior teniendo en cuenta que estos microorganismos (HE) podrían realizar tanto una actividad beneficiosa sobre su hospedero, como que sus compuestos bioactivos o metabolitos secundarios sintetizados pueden tener diferentes aplicaciones, convirtiéndose en un gran tema de interés para la investigación.

Además, de la búsqueda de literatura se resalta el vacío de información científica publicada sobre la evaluación de hongos endófitos de vainilla como ACB de *F. oxysporum* f. sp. *radicis-vanillae* o de *F. oxysporum* f. sp. *vanillae*, y, por ende, la relevancia de los estudios reportados en el biocontrol de *Fusarium* con hongos endófitos en otros cultivos como punto de referencia. Igualmente, se identifica la necesidad de estudiar los mecanismos de acción que utilizan los hongos endófitos en esta relación antagonista, y verificar si dicha actividad se mantiene en condiciones *in vitro* e *in situ* con el tiempo; dado que el mayor desafío para el éxito de cualquier método de control es lograr una alta efectividad en los ensayos de invernadero o de campo sobre las plantas en ambientes de producción comercial.

En el caso de ACB de patógenos, el uso potencial de endófitos fúngicos de los diferentes cultivos afectados requiere una investigación sistemática para identificar y seleccionar las especies fúngicas más efectivas que puedan tener un papel importante en el control de un hongo fitopatógeno en particular. Por tanto, el camino en el establecimiento de hongos endófitos como agentes de biocontrol de patógenos en plantas cultivadas y su implementación tecnológica es aún un largo proceso.

En el cultivo de vainilla, si bien es un cultivo de alto interés comercial, hay muy poca investigación con resultados puestos en práctica para su sostenibilidad. Además, dada la susceptibilidad de los cultivos de vainilla a *Fusarium* spp. y las desventajas de los fungicidas químicos para su manejo, porque pueden inducir resistencia sobre los microorganismos además de contaminar el ambiente y el producto final para el consumo, se vuelve entonces urgente evaluar métodos de control biológico *in situ* que puedan contribuir a incrementar la productividad en estos cultivos. Es por ello que, las poblaciones de parientes silvestres de

especies aromáticas de vainilla en el mundo podrían representar una importante riqueza natural del género y una gran fuente de microorganismos endófitos asociados a estas plantas, elementos no valorados para proponer el manejo integrado de problemas fitosanitarios.

6. REFERENCIAS

- Abaya, A., Xue A., Hsiang, T. 2021. Selection and screening of fungal endophytes against wheat pathogens. *Biol. Control*. 154, 104511. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2020.104511>
- Abdallah, M., De Boevre, M., Landshoot, S., De Saeger, S., Haesaert, G., Audenaert, K. 2018. Fungal endophytes control *Fusarium graminearum* and reduce Trichothecenes and Zearaleanone in Maize. *Toxins*. 10, 493. <https://doi.org/10.3390/toxins10120493>.
- Abro, M., Sun, X., Li, X., Jatoi, G., Guo, L. 2019. Biocontrol Potential of Fungal Endophytes against *Fusarium oxysporum* f. sp. *cucumerinum* causing Wilt in Cucumber. *Plant Pathol. J.* 35(6), 598-608. <https://doi.org/10.5423/PPJ.OA.05.2019.0129>.
- Adame-García, J., Luna-Rodríguez, M., Iglesias-Andreu, L. 2015. Vanilla Rhizobacteria as Antagonists against *Fusarium oxysporum* f. sp. *vanillae*. *Int. J. Agric. Biol.*, 18(1). <https://doi.org/10.17957/IJAB/15.0053>.
- Agrios, G. 2005. *Fitopatología*. México. Limusa. 2nd Edition. pp. 819.
- Ahmad, H., Ahmad, R., Asif, M., Adnan, M., Idrees, M. 2020. *Vanilla*. In: Asif, M., Nawaz, H., Mumtaz, M., Byrne, M., (Eds.) *Medicinal Plants of South Asia*. Elsevier. 657-669. ISBN 9780081026595. <https://doi.org/10.1016/B978-0-08-102659-5.00048-3>.
- Alabouvette, C., Olivain, C., Migheli, Q., Steinberg, C. 2009. Microbiological control of soil-borne phytopathogenic fungi with special emphasis on wilt-inducing *Fusarium oxysporum*. *New Phytol.* 184, 529-544.
- Al-Rashdi, K., Al-Sadi, A., Al-Riyamy, B., Maharachchikumbura, S., Al-Sabahi, J., Velazhahan, R. 2020. Endophytic fungi from the medicinal plant *Aloe dhufarensis* Lavranos exhibit antagonistic potential against phytopathogenic fungi. *S. Afr. J. Bot.* 1-8. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2020.05.022>.
- Andrade-Linares, D., Grosch, R., Franken, P., Heinz-Rexer, K., Restrepo, S., Cepero de Garcia, M., Maximova, E. 2011. Colonization of root of cultivated *Solanum lycopersicum* by dark

septate and other ascomycetous endophytes. *Mycologia*. 103(4), 710-721. <https://doi.org/10.3852/10-329>.

Arnold, E., Mejía, L., Kylo D., Rojas, E., Maynard, Z., Robbins, N., Herre, E. 2003. Fungal Endophytes limit pathogen damage in a tropical tree. *PNAS*. 100(26), 15649-15654. https://doi.org/10.1073_pnas.2533483100.

Arnold, E. 2007. Understanding the diversity of foliar endophytic fungi: progress, challenges, and frontiers. *Fungal Biol. Rev.* 21, 51-66. <https://doi.org/10.1016/j.fbr.2007.05.003>

Ash, G., Stodart, B., Sakuanrungsirikul, S., Anschaw, E., Crump, N., Hailstones, D., Harper, J. 2010. Genetic characterization of a novel *Phomopsis* sp., a putative biocontrol agent for *Carthamus lanatus*. *Mycologia*. 102(1), 54–61. <https://doi.org/10.3852/08-198>.

Backman, P., Sikora, R. 2008. Endophytes: An emerging tool for biological control. *Biol. Control*. 46, 1-3. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2008.03.009>.

Baquero, M., Pérez, N., Arauz, L. 2013. Presencia de *Colletotrichum acutatum* y *Colletotrichum gloeosporioides* en helecho de hoja de cuero, limón criollo, papaya, carambola y mango en Costa Rica y Florida (Estados Unidos). *Agron. Costarricense*. 37(1), 23-38.

Barrera-Necha, L., García-Barrera, L. 2008. Antifungal activity of essential oils and their compounds on the growth of *Fusarium* sp. Isolate from papaya (*Carica papaya*). *Rev. UDO. Agric.* 8(1), 33-41.

Bayman, P., Lebrón, L., Trambly, R., Lodge, D. 1997. Variation in endophytic fungi from roots and leaves of *Lepanthes* (Orchidaceae). *New Phytol.* 135, 143-149.

Bayman, P. 2007. Fungal Endophytes. In: Kubicek, C. y Druzhinina, I. (Eds.), *Environmental and Microbial Relationships, The Mycota IV*. 2nd Edition. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 213- 227.

Bayman, P., Mosquera-Espinosa, A., Saladini-Aponte, C., Hurtado-Guevara, N., Viera-Ruiz, N. 2016. Age-dependent mycorrhizal specificity in an invasive orchid, *Oeceoclades maculata*. *Am. J. Bot.* 103(11), 1880-1889. <https://doi.org/10.3732/ajb.1600127>.

Bayman, P. 2019. The History of *Vanilla* in Puerto Rico: Diversity, Rise, Fall, and Future Prospects. In: Havkin-Frenkel, D., Belanger, F. (Eds.) *Handbook of Vanilla Science and Technology*, 2nd Edition. Wiley Blackwell. pp. 111-118.

Besse, P., Silva, D., Bory, S., Grisoni, M., Le Bellec, F., Duval, M. 2004. RAPD genetic diversity in cultivated vanilla: *Vanilla planifolia*, and relationships with *V. tahitensis* and *V. pompona*. *Plant Science*, 167(2), 379–385. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2004.04.007>

- Bhai, R., Dhanesh, J. 2008. Occurrence of fungal diseases in vanilla (*Vanilla planifolia* Andrews) in Kerala. *J. Spices. Aromat. Crops.* 17: 140–148.
- Bhai, S., Remya, B., Danesh, J., Eapen, S. 2009. *In vitro* and *in planta* assays for biological control of *Fusarium* root rot disease of *Vanilla*. *J. Biol. Control.* 23(1), 83-86.
- Brewer, M., Larkin, R. 2005. Efficacy of several potential biocontrol organisms against *Rhizoctonia solani* on potato. *J. Crop. Prot.* 24, 939-950.
- Brum, M., Araújo, W., Maki, C., Azevedo, J. 2012. Endophytic fungi from *Vitis labrusca* L. (“Niagara Rosada”) and its potential for the biological control of *Fusarium oxysporum*. *Genet. Mol. Res.* 11 (4), 4187-4197. <http://dx.doi.org/10.4238/2012.December.6.2>.
- Carvalho, T., Costa, M., Henrique, L. 2020. *Penicillium citrinum* and *Penicillium mallochii*: New phytopathogens of orange fruit and their control using chitosan. *Carbohydr. Polym.* 234, 115918. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2020.115918>.
- Calvo, J., Rivera, G., Orozco, S., Orozco, R. 2012. Aislamiento y evaluación *in vitro* de antagonistas de *Botrytis cinerea* en mora. *Agron Mesoam.* 23(2), 225-231.
- Casillas-Isiordia, R., Flores-de la Rosa, F., Can-Chulim, A., Luna, E., Rodríguez-Guerra, R., Ramírez-Guerrero, L., Luna-Rodríguez, M. 2017. *Fusarium* sp. associated with *Vanilla* sp. rot in Nayarit, Mexico. *ARPN J. Agric. Biol. Sci.* 12(2), 43-50.
- Chaves-Gómez, J., Chávez, C., Cotes, A., Gómez, S., Restrepo, H. 2018. Physiological response of cape gooseberry seedlings to three biological control agents under *Fusarium oxysporum* f. sp. *physali* infection. *Plant Dis.* 104(2), 388-397. <https://doi.org/10.1094/PDIS-03-19-0466-RE>.
- Chen, T., Lu, J., Kang, B., Lin, M., Ding, L., Zhang, L., Chen, G., Chen, S., Lin, H. 2019. Antifungal Activity and Action Mechanism of Ginger Oleoresin against *Pestalotiopsis microspora* isolated from Chinese Olive Fruits. *Front. Microbiol.* 9, 2583. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.02583>.
- D'Arcy, C., Eastburn, D., Schumann, G. 2001. Illustrated Glossary of Plant Pathology. The Plant Health Instructor. <https://doi.org/10.1094/PHI-I-2001-0219-01>
- Delgado, J., Ballerter, A.S., Núñez, F., González-Candelas, L. 2019. Evaluation of the activity of the antifungal PgAF protein and its producer mould against *Penicillium* spp postharvest pathogens of citrus and pome fruits. *Food Microbiol.* 84, 103266. <https://doi.org/10.1016/j.fm.2019.103266>.

- De la Cruz, J., Rodríguez, G., García, H. 2009. *Vanilla: Post-harvest Operations*. Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). 51 pp. http://www.fao.org/fileadmin/user_upload/inpho/docs/Post_Harvest_Compndium_-_Vanilla.pdf.
- De Silva, N., Brooks, S., Lumyong, S., Hyde, K. 2019. Use of endophytes as biocontrol agents. *Fungal Biol. Rev.* 33, 133-148. <https://doi.org/10.1016/j.fbr.2018.10.001>.
- Dharanendra-Swamy, S., Mahadevakumar, S., Hemareddy, H., Amruthesh, K., Mamatha, S., Kunjeti, S., Swapnil, R., Vassantha, T., Lakshmidhevi, N. 2020. First report of *Fusarium equiseti* – the incitant of post flowering stalk rot of maize (*Zea mays* L.) in India. *J. Crop. Prot.* 129, 105035. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2019.105035>.
- Eke, P., Adamou, S., Fokom, R., Dinango, V., Tsouh, P., Wakam, L., Nwaga, D., Fekam, F. 2020. Arbuscular mycorrhizal fungi alter antifungal potential of lemongrass essential oil against *Fusarium solani*, causing root rot in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Heliyon.* 6: e05737. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2020.e05737>.
- Food and Agriculture Organization Data (FAOSTAT). 2019. *Vanilla* Production.
- Flanagan, N., Tupac-Otero, J., Moliner-Hurtado, F., Mosquera-Espinosa, A., Vásquez, E., Garnica, S., Rosero, D., Parra, S., Martínez, C., Palma, R. (Eds.). 2011. Aprovechamiento sostenible de Recursos Biológicos Nativos del Distrito de Manejo Integrado de Atuncela. CVC, PUJ-Cali. pp. 32.
- Flanagan, N., Mosquera-Espinosa, A. 2016. An integrated strategy for the conservation and sustainable use of native *Vanilla* species in Colombia. *Lankesteriana.* 16(2), 201–218.
- Flanagan, N., Ospina-Calderón, N., García, L., Mendoza, M., Mateus, H. 2018. A new species of *Vanilla* (Orchidaceae) from the North West Amazon in Colombia. *Phytotaxa.* 364(3), 250-258. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.364.3.4>.
- Flanagan, N., Chavarriaga, P., Mosquera-Espinosa, A. 2019. Conservation and Sustainable Uses of *Vanilla* Crop Wild Relatives in Colombia. In: Havkin-Frenkel, D., Belanger, F. (Eds.) *Handbook of Vanilla Science and Technology*, 2nd Edition. Wiley Blackwell. pp. 85-109.
- Forsyth, L., Smith, L., Aitken, E. 2006. Identification and characterization of non-pathogenic *Fusarium oxysporum* capable of increasing and decreasing *Fusarium* wilt severity. *Mycol. Res.* 110, 929–935. <https://doi.org/10.1016/j.mycres.2006.03.008>.
- Gamboa, M., Bayman, P. 2001. Communities of Endophytic Fungi in leaves of a Tropical Timber Tree (*Guarea guidonia*: Meliaceae). *Biotropica.* 33(2), 352-360.

- Gangadara, N., Saifulla, N., Najaraja, R., Basavaraja, M. 2010. Biological control of *Fusarium oxysporum* f. sp. *vanillae*, the causal agent of stem rot of *Vanilla in vitro*. IJSN. 1(2), 259-261. ISSN 2229-6441.
- Gimeno, A., Kagi, A., Drakopoulos, D., Banziger, I., Lehman, E., Forrer, E., Keller, B., Vogelgsang, S. 2020. From laboratory to the field: biological control of *Fusarium graminearum* on infected maize crop residues. J. Appl. Microbiol. 1-15. <https://doi.org/10.1111/jam.14634>
- González, V., Portal, M., Acero, J., Sánchez-Ballesteros, J., Rubio, V., 2000. Biological control properties of a new *Rhizoctonia*-Like species (BNR), *Ceratobasidium albasitensis* isolated in Spain. *Third international symposium Rhizoctonia*. National Chung Hsing University. pp. 21-23.
- Guo, M., Li, B., Wang, R., Liu, P., Chen, Q. 2020. Occurrence of dieback disease caused by *Fusarium equiseti* on *Dendrobium officinale* in China. J. Crop. Prot. 137. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2020.105209>.
- Hajong, S., Kapoor, R. 2020. An amalgam of pathogenic and beneficial endophytic fungi colonizing four *Dendrobium* species from Meghalaya, India. J. Basic Microbiol. 60, 415-423. <https://doi.org/10.1002/jobm.201900631>.
- Henao, S., Henao, M., Patiño, L., Sánchez, J., Hoyos-Carvajal, L. 2009. Fungal endophytes in bananas cv Manzano affected by *Fusarium*. Afr. J. Agric. Res. 14(7), 430-438. <https://doi.org/10.5897/AJAR2018.13736>.
- Hernández-Hernández, J. 2014. Técnicas implementadas para el cultivo de vainilla en México. In: Araya, C., Cordero, R., Paniagua, A., Azofeifa, J. (Eds.). I Seminario Internacional de Vainilla. Promoviendo la investigación, la extensión y la producción de vainilla en Mesoamérica. pp. 81-92.
- Hernández-Hernández, J. 2019. *Vanilla* Diseases. In: Havkin-Frenkel, D. y Belanger, F. (Eds.) Handbook of *Vanilla* Science and Technology, 2nd Edition. Wiley Blackwell. pp. 27-39.
- Horinouchi, H., Muslim, A., Hyakumachi, M. 2010. Biocontrol of *Fusarium* wilt of spinach by the plant growth promoting fungus *Fusarium equiseti* GF183. J Plant Pathol. 92(1), 249-254.
- Huang, L., Niu, Y., Su, L., Deng, H., Lyu, H. 2020. The potential of endophytic fungi isolated from cucurbit plants for biocontrol of soilborne fungal diseases of cucumber. Microbiol Res. 231, 126396. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2019.126369>.

- Infante, D., Martínez, B., González, N., Reyes, Y. 2009. Mecanismos de acción de *Trichoderma* frente a hongos fitopatógenos. *Rev. Prot. Veg.* 24(1), 14-21.
- Jayasekhar, M., Manonmani, K., Justin, C. & Gailce, L. 2008 Development of integrated biocontrol strategy for the management of stem rot disease (*Fusarium oxysporum* f. sp. *vanillae*) of *Vanilla*. *Agricultural Science Digest.* 28(2), 109-111.
- Jumpponen, A., Herrera, J., Porrás-Alfaro, A., Rudgers, J. 2017. Biogeography of root-associated fungal endophytes. In: *Biogeography of Mycorrhizal Symbiosis* (Ed.) Tederso, L. *Ecol. Stud.* 230, 195-222.
- Kanisawa, T., Tohoro, K., Kawakara, S. 1994. Flavour development in the beans of *Vanilla planifolia*. In: Kurihara, K., Suzuki, N., Ogawa, H. (Eds.), *Olfaction and Taste XI*. Springer, Tokyo, pp. 268–270.
- Khoyratty, S., Dupont, J., Lacoste, S., Palma, T., Choi, Y., Kim, H., Payet, B., Grisoni, M., Foullaud, M., Verpoorte, R., Kodja, H. 2015. Fungal endophytes of *Vanilla* across Réunion Island: isolation, distribution and biotransformation. *BMC Plant Biol.* 15,142. <https://doi.org/10.1186/s12870-015-0522-5>.
- Koyyappurath, S., Atuahiva, T., Le Guen, R., Batina, H., Le Squin, S., Gautheron, N., Edel Hermann, V., Peribe, J., Jahiel, M., Steinberg, C., Liew, E., Alabouvette, C., Besse, P., Dron, M., Sache, I., Laval, V., Grisoni, M. 2015a. *Fusarium oxysporum* f. sp. *radicis-vanillae* is the causal agent of root and stem rot of *Vanilla*. *Plant Pathol.* 65,612-625. <https://doi.org/10.1111/ppa.12445>.
- Koyyappurath, S., Conéjero, G., Dijoux, J., LApeyre-Montés, F., Jade, K., Chiroleu, F., Verdeil, J., Besse, P., Grisoni, M. 2015b. Differential responses of *Vanilla* Accessions to Root Rot and Colonization by *Fusarium oxysporum* f. sp. *radicis-vanillae*. *Front. Plant Sci.* 6:1125. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.01125>.
- Kuo, H., Hui, S., Choi, J., Asiegbu, F., Valkonen, J. 2014. Secret lifestyles of *Neurospora crassa*. *Sci. Rep.* 4, 5135. <https://doi.org/10.1038/srep05135>.
- Lubinsky, P., Bory, S., Hernández-Hernández, J., Kim, C., Gómez, A. 2008. Origins and dispersal of cultivated *Vanilla* (*Vanilla planifolia* Jacks. [Orchidaceae]). *Econ. Bot.* 62(2), 127-138.
- Malandrakis, A., Daskalaki, E., Skiada, V., Papadopoulou, K., Kavroulakis, N. 2018. A *Fusarium solani* endophyte vs fungicide: Compatibility in a *Fusarium oxysporum* f. sp. *radicis-lycopersici* – tomato pathosystem. *Fungal Bio.* 122, 1215-1221. <https://doi.org/10.1016/j.funbio.2018.10.003>.

- Manosalva-Esteba, J., Mosquera-Espinosa, A. 2014. Enfermedades fungosas en Uchuva (*Physalis peruviana*) y evaluación *in vitro* de hongos endófitos con actividad biocontroladora. Rev. Fito. Colomb. 38(1), 1-8.
- Marín-Montoya, M., Santa-Cardona, C., Díez, M. 2012. Identification of the causal agent of vanilla basal stem rot in crops under greenhouse shed conditions from Colombia. Rev. Mex. Mic. 35, 23-34.
- Mejía, L., Rojas, E., Maynard, Z., Van-Bael, S., Arnold, E., Hebbar, P., Samuels, G., Robbins, N., Herre, E. 2008. Endophytic fungi as biocontrol agents of *Theobroma cacao* pathogens. Biol control. 46, 4-14. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2008.01.012>.
- Moliner-Hurtado, F. 2012. Caracterización morfológica y filogenia del género *Vanilla*, en el distrito de Buenaventura, Valle del Cauca, Colombia. Tesis de Maestría. Nacional de Colombia, sede Palmira. pp. 157.
- Morales-Mora, L., Andrade-Hoyos, P., Valencia de Ita, M., Romero-Arenas, O. 2020. Characterization of strawberry associated fungi and *in vitro* antagonistic effect of *Trichoderma harzianum*. Rev. Mex. fitopatol. 38(3), 434-449. <https://doi.org/10.18781/R.MEX.FIT.2005-7>.
- Mosquera-Espinosa, A., Bayman, P., Prado, G., Gómez-Carabali, A., Tupac, J. 2013. The double life of *Ceratobasidium*: orchid mycorrhizal fungi and their potential for biocontrol of *Rhizoctonia sonani* sheath blight of rice. Mycologia. 105(1), 141-150. <https://doi.org/10.3852/12-079>.
- Muniz, C., Freire, F., Viana, F., Cardoso, J., Cooke, P., Wood, D., Guedes, M. 2011. Colonization of cashew plants by *Lasiodiplodia theobromae*: Microscopical features. Micron. 42, 419-428. <https://doi.org/10.1016/j.micron.2010.12.003>.
- Ordoñez, N., Otero, T., Díez, C. 2012. Hongos endófitos de orquídeas y su efecto sobre el crecimiento de *Vanilla planifolia* Andrews. Acta Agron. 61(3), 282-290.
- Ortiz, R., Pocasangre, L. 2012. Biological control of Panama disease (*Fusarium oxysporum* f. sp. *cubense*) using endophytic fungi. Tierra Trop. 8, 221-228.
- Ortiz-Ribbing, L., Williams, M. 2006. Conidial germination and germ tube elongation of *Phomopsis amaranthicola* and *Microsphaeropsis amaranthi* on leaf surfaces of seven *Amaranthus* species: implications for biological control. Biol Control. 38, 356-362.

- Osorio, A. 2012. Efecto de materiales orgánicos, fertilizantes e inóculos microbiales sobre el crecimiento y nutrición de plántulas de vainilla (*Vanilla planifolia* Jacks). Tesis de Maestría. Universidad Nacional de Colombia, sede Medellín. pp. 88.
- Peterson, R., Farquhar, M. 1994. Mycorrhizas: Integrated Development between Roots and Fungi. *Mycologia*, 86(3): 311. <https://doi.org/10.2307/3760561>
- Pinaria, A., Liew, E., Burgess, L. 2010. *Fusarium* species associated with vanilla stem rot in Indonesia. *Australas Pl. Pathol.* 39, 176–183. <https://doi.org/10.1071/AP09079>
- Pinaria, A., Laurence, M., Burgess, L., Liew, E. 2015. Phylogeny and origin of *Fusarium oxysporum* f. sp. *vanillae* in Indonesia. *Plant Pathol.* 64, 1358-1465. <https://doi.org/10.1111/ppa.12365>.
- Porras-Alfaro, A., Bayman, P. 2011. Hidden Fungi, Emergent Properties: Endophytes and Microbiomes. *Annu Rev Phytopathol.* 49, 291–315. <https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-080508-081831>.
- Porras-Alfaro, A., Raghavan, S., García, M., Sinsabaugh, R., Natvig, D., Lowrey, T. 2014. Endophytic fungal symbionts associated with Gypsophilous plants. *Botany.* 92, 295-301. <https://dx.doi.org/10.1139/cjb-2013-0178>.
- Potshangbam, M., Devi, S., Sahoo, D., Strobel, G. 2017. Functional Characterization of Endophytic Fungal Community Associated with *Oryza sativa* L. and *Zea mays* L. *Front. Microbiol.* 8, 325. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.00325>.
- Radjacommare, R., Venkatesan, S., Samiyappan, R. 2010. Biological control of phytopathogenic fungi of vanilla through lytic action of *Thichoderma* species and *Pseudomonas fluorescens*. *Arch. Phytopathol. Pflanzenschutz.* 43(1), 1-17. <http://dx.doi.org/10.1080/03235400701650494>.
- Rajini, S., Nandhini, M., Udayashankar, A., Nirajana, S., Lund, O., Prakash, H. 2019. Diversity, plant growth-promoting traits, and biocontrol potential of fungal endophytes of *Sorghum bicolor*. *Plant. Pathol.* 69, 642–654. <https://doi.org/10.1111/ppa.13151>.
- Ramírez-Mosqueda, M., Iglesias-Andreu, L., Luna-Rodríguez, M., Castro-Luna, A. 2015. *In vitro* phytotoxicity of culture filtrates of *Fusarium oxysporum* f. sp. *vanillae* in *Vanilla planifolia* Jacks. *Sci Hortic.* 197, 573–578. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2015.10.019>.
- Ramírez-Mosqueda, M., Iglesias-Andreu, L., Noa-Carrazana, J., Armas-Silva, A. 2018. Selection of *Vanilla planifolia* Jacks. ex Andrews genotypes resistant to *Fusarium oxysporum* f. sp. *vanillae*, by biotechnology. *Rev. Agro. Prod.* 11(3), 70-74.

- Ramírez-Mosqueda, M., Iglesias-Andreu, L., Telxeira da Silva, J., Luna-Rodríguez, M., Noa-Carrazana, J., Bautista-Aguilar, J., Leyva-Ovalle, O., Murguía-González, J. 2019. *In vitro* selection of vanilla plants resistant to *Fusarium oxysporum* f. sp. *vanilla*. *Acta Physiol. Plant.* 41, 40. <https://doi.org/10.1007/s11738-019-2832-y>.
- Ramos-Quintana, F., Bautista-Hernández, A., Sotelo-Nava, H. 2017. Relationship between temperature and relative humidity with the outbreak of the fungus *Fusarium oxysporum* f. sp. *vanillae* *Rev. Mex. Cien Agr.* 8(3), 713-720.
- Rodríguez-López, E., González-Prieto, J., Mayek-Pérez, N. 2009. La infección de *Colletotrichum gloeosporioides* (Penz.) Penz. Y Sacc. en aguacatero (*Persea americana* Mill.): Aspectos Bioquímicos y genéticos. *Rev. Mex. Fitopatol.* 27(1), 53-63.
- Rodríguez, R., White, J., Arnold, A., Redman, R. 2009. Fungal endophytes: diversity and functional roles. *New Phytol.* 1-17. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.02773.x>.
- Rojas, E., Jensen, B., Jorgensen, H., Latz, M., Esteban, P., Ding, Y., Collinge, D. 2020a. Selection of fungal endophytes with biocontrol potential against *Fusarium* head blight in wheat. *Biol Control.* 144, 104-222. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2020.104222>.
- Rojas, E., Sapkota, R., Jensen, B., Jorgensen, H., Henriksson, T., Jorgensen, L., Nicolaisen, M., Collinge, D. 2020b. *Fusarium* Head Blight Modifies Fungal Endophytic Communities During Infection of Wheat Spikes. *Microb. Ecol.* 79, 397-408. <https://doi.org/10.1007/s00248-019-01426-3>.
- Sandheep, A., Asok, A., Jisha, M. 2012. Biocontrol of *Fusarium* wilt of vanilla (*Vanilla planifolia*) using combined inoculation of *Trichoderma* sp. and *Pseudomonas* sp. *Int. J. Pharma Bio Sci.* 3(3), 706 – 716.
- Santamaría, J., Bayman, P. 2005. Fungal Epiphytes and Endophytes of Coffee Leaves (*Coffea arabica*). *Microbial Ecology.* 50(1): 1–8. <https://doi.org/10.1007/s00248-004-0002-1>
- Santos de Franca, S., Figueiredo, A., Castro, D., Leal, E., Corsi, M., Barata da Silva, G. 2014. Biocontrol of sheath blight by *Trichoderma asperellum* in tropical lowland rice. *Agron. Sustain. Dev.* <https://doi.org/10.1007/s13593-014-0244-3>.
- Santillán, A., Salas, A., Vásquez, N. 2018. La productividad de la vainilla (*Vanilla planifolia* Jacks. Ex Andrews) en México de 2003 a 2014. *Rev. Mex. Cien. Fores.* 9(47), 50-69. <https://doi.org/10.29298/rmcf.v9i47.165>

- Sarsaiya, S., Shi, J., Chen, J. 2019. A comprehensive review on fungal endophytes and its dynamics on Orchidaceae plants: current research, challenges, and future possibilities. *Bioengineered*. 10(1), 316-334. <https://doi.org/10.1080/21655979.2019.1644854>.
- Schlüter, P. M., Soto Arenas, M. A., & Harris, S. A. 2007. Genetic Variation in *Vanilla planifolia* (Orchidaceae). *Econ. Bot.* 61(4), 328–336. [https://doi.org/10.1663/0013-0001\(2007\)61\[328:GVIVPO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1663/0013-0001(2007)61[328:GVIVPO]2.0.CO;2).
- Serrano, L., Galindo, E. 2007. Control biológico de organismos fitopatógenos: Un reto multidisciplinario. *Rev. Acad. Cienc.* 58(1), 77-88.
- Skidmore, A., Dickinson C. 1976. Colony interactions and hyphal interference between *Septoria nodorum* and phylloplane fungi. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 66(1), 57-64. [https://doi.org/10.1016/s0007-1536\(76\)80092-7](https://doi.org/10.1016/s0007-1536(76)80092-7).
- Sneh, B., Yamoah, E., Stewart, A. 2004. Hypovirulent *Rhizoctonia* spp. isolates from New Zealand soils protect radish seedlings against Damping-off caused by *R. solani*. *N. Z. Plant Prot.* 57, 54-58.
- Soto-Arenas, M., Dressler, R. 2004. *Vanilla*. In: Hammel, B., Grayum, M., Herrera C., Zamora, N. (Eds.) *Manual de Plantas de Costa Rica, III, Monocotiledónea (Orchidaceae-Zingiberaceae)*. Missouri Botanical Garden, -INBio-Museo Nacional de Costa Rica. pp. 383-387.
- Soto-Arenas, M., Dressler, R. 2010. A revision of the Mexican and Central American species of *Vanilla* Plumier ex Miller with a characterization of their ITS region of the nuclear ribosomal DNA. *Lankesteriana*. 9, 285–354.
- Srivastava, S., Kadooka, C., Uchida, J. 2018. *Fusarium* species as pathogen on orchids. *Microbiol Res.* 207, 188-195. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2017.12.002>.
- Suryanarayanan, T., Rajulu, G., Vidal, S. 2016. Biological control through fungal endophytes: Gaps in knowledge hindering success. *Curr. Biotechnol.* 5(3), 1-14. <https://doi.org/10.2174/2211550105666160504130322>.
- Talapatra, K., Roy, A., Saha, A., Das, P. 2017. *In vitro* antagonistic activity of a root endophytic fungus towards plant pathogenic fungi. *J. appl. Biol. Biotechnol.* 5(2), 68-71. <https://doi.org/10.7324/JABB.2017.50210>.
- Talubnak, C., Soyong, K. 2010. Biological control of vanilla anthracnose using *Emericella nidulans*. *J. Agric. Technol.* 6(1), 47-55.

- Ting, A., Mah, S., Tee, C. 2010. Identification of Volatile Metabolites from Fungal Endophytes with Biocontrol Potential towards *Fusarium oxysporum* f. sp. *cubense* Race 4. *Am J Agric Biol Sci.* 5(2), 177-182. <https://doi.org/10.3844/ajabssp.2010.177.182>.
- Ting, A., Mah, S., Tee, C. 2012. Evaluating the feasibility of induced host resistance by endophytic isolate *Penicillium citrinum* BTF08 as a control mechanism for *Fusarium* wilt in banana plantlets. *Biol. Control.* 61, 155-159. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2012.01.010>.
- Udayanga, D., Liu X., McKenzie, E., Chukeatirote, E., Bahkali, A., Hyde, K. 2011. The genus *Phomopsis*: Biology, applications, species concepts and names of common phytopathogens. *Fungal Diversity.* 50, 189-225. <https://doi.org/10.1007/s13225-011-0126-9>.
- Villamizar-Gallardo, R., Ortiz-Rodríguez, O., Escobar, J. 2017. Symbiotic and endophytic fungi as biocontrols against cocoa (*Theobroma cacao* L.) phytopathogens. *Summa Phytopathol.* 43(2), 87-93. <https://doi.org/10.1590/0100-5405/2175>.
- Villavicencio-Vásquez, M., Espinosa-Lozano, R., Pérez-Martínez, S., Sosa del Castillo, D. 2018. Foliar endophyte fungi as candidate for biocontrol against *Moniliophthora* spp. of *Theobroma cacao* (Malvaceae) in Ecuador. *Acta. Biol. Col.* 23(3), 235-241. <http://dx.doi.org/10.15446/abc.v23n3.69455>.
- Viterbo, A., Inbar, J., Hadar, Y., Chet, I. 2007. Plant disease biocontrol and induced resistance via fungal mycoparasites. In: Kubicek, C. y Druzhinina, I. (Eds.) *Environmental and Microbial Relationships. The Mycota IV. 2nd Edition.* Springer, Berlin, Heidelberg. pp. 213-227.
- Wang, X., Radwan, M., Taráwneh, A., Gao, J., Wedge, D., Rosa, L., Cutler, H., Cutler, S. 2013. Antifungal Activity Against Plant Pathogens of Metabolites from the Endophytic Fungus *Cladosporium cladosporioides*. *J. Agric. Food Chem.* 61(19), 4551-4555. <https://doi.org/10.1021/jf400212y>.
- White, J., Torres, M., Sullivan, R., Jabbour, R., Chen, Q., Tadych, M., Irizarry, I., Bergen, M., Havkin-Frenkel, D., Belanger, F. 2014. Microscopy Research and Technique: Occurrence of *Bacillus amyloliquefaciens* as a Systemic Endophyte of *Vanilla* Orchids. *Microsc. Res. Techniq.* 77(11), 874-885. <https://doi.org/10.1002/jemt.22410>.
- Wilson, D. 1995. Endophyte: The Evolution of a Term, and Clarification of Its Use and Definition. *Oikos.* 73(2), 274-276. <http://www.jstor.org/stable/3545919>.

- Xiang, L., Gong, S., Yang, L., Hao, J., Xue, M., Zeng, F., Zhang, Shi, W., Wang, H., Yu, D. 2016. Biocontrol potential of endophytic fungi in medicinal plants from Wuhan Botanical Garden in China. *Biol. Control.* 94, 47-56. <http://dx.doi.org/10.1016/j.biocontrol.2015.12.002>.
- Xiong, W., Zhao, Q., Zhao, J., Xun, W., Li, R., Zhang, R., Shen, Q. 2015. Different Continuous Cropping Spans Significantly Affect Microbial Community Membership and Structure in a *Vanilla*-Grown Soil as Revealed by Deep Pyrosequencing. *Microbial Ecology.* 70(1): 209–218. <https://doi.org/10.1007/s00248-014-0516-0>
- Yu, J., Wu, Y., He, Z., Li, M., Zhu, K., Gao, B. 2018. Diversity and Antifungal Activity of Endophytic Fungi Associated with *Camellia oleifera*. *Mycobiology.* 46(2), 85-91. <https://doi.org/10.1080/12298093.2018.1454008>.
- Zhang, P., Zhu, Y., Ma, D., Xu, W., Zhou, J., Yan, H., Yin, J. 2019. Screening, identification and optimization of fermentation Conditions of an Antagonistic Endophyte to Wheat Head Blight. *Agronomy.* 9, 476. <https://doi.org/10.3390/agronomy9090476>.
- Zhao, Q., Wang, H., Wang, H. 2012. Effects of planting period on vanilla physiological indices and rhizosphere soil microbial community structure. *Chin J Trop Crop.* 33:1562–1567