

PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR

**FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS, NATURALES Y
AMBIENTALES**

CARRERA DE MICROBIOLOGÍA

Compuestos orgánicos volátiles de *Trichoderma* spp., alternativas ecológicas para el control químico en enfermedades en plantas.

**Monografía previa a la obtención del título de Licenciada en
Microbiología**

Angie Gabriela Pérez León

Quito, 2025

CERTIFICACIÓN

Certifico que la Monografía de Microbiología, de la Srta Pérez León Angie Gabriela ha sido concluida de conformidad con las normas establecidas; por lo tanto, puede ser presentada para la calificación correspondiente.



Mtr. Jeniffer Marcela Yáñez Altuna

Tutora de Monografía

Quito, 04 de julio de 2025

DEDICATORIA

A mis padres, por ser siempre luz y saber guiar mi camino, por jamás dudar de mí, incluso
cuando yo lo hice.

AGRADECIMIENTOS

A mis padres por darme siempre todo, por asegurarse de que jamás me falte nada, por confiar en mis sueños y empujarme a perseguir mis anhelos. Por ser los primeros en enseñarme las cosas importantes de la vida e incondicionalmente amar cada logro por más pequeño que fuera.

A mis amigas que convirtieron esta etapa en un momento de aprendizaje, alegrías y buenas experiencias, que me permitieron conocer el mundo y conocerme mejor y que sobre todo me enseñaron lo valioso de tener en quien confiar para guardar tus sueños.

A mis profesores, por siempre haber dado más de lo que debían, por su paciencia, por sus enseñanzas y por permitirme descubrir poco a poco lo maravilloso de la microbiología. Porque muchos fueron más que maestros, siempre dispuestos a brindar un consejo, unas palabras de aliento y me impulsaron a más.

A mi tutora, profe Jeny, quien fue quien confió en mi potencial, que me permitió arriesgarme a pesar de mis inseguridades, quien me dejó crecer mis habilidades y siempre estuvo dispuesta a dejarme conocer más allá de las cosas que me interesaban. Por guiarme siempre y enseñarme mucho más allá de lo que se ve en las aulas de clase.

TABLA DE CONTENIDOS

CERTIFICACIÓN	II
DEDICATORIA.....	III
AGRADECIMIENTOS	IV
TABLA DE CONTENIDOS	V
LISTA DE FIGURAS.....	VII
LISTA DE TABLAS.....	VIII
RESUMEN	1
ABSTRACT	2
INTRODUCCIÓN	3
OBJETIVOS	6
MARCO TEÓRICO.....	7
1. FUNDAMENTOS DE LOS COMPUESTOS ORGÁNICOS MICROBIANOS Y SU DIVERSIDAD FUNCIONAL ECOLÓGICA.....	7
1.1 Origen y biosíntesis de los Compuestos Orgánicos Volátiles Microbianos.....	7
1.2 Diversidad y funciones ecológicas de los Compuestos Orgánicos Volátiles de <i>Trichoderma</i> spp.	8
1.3 Propiedades fisicoquímicas y mecanismos de dispersión de los COVs microbianos en ambientes agrícolas	10
2. COVs DE <i>Trichoderma</i> spp. COMO MODULADORES DE CRECIMIENTO Y DEFENSA VEGETAL E INFLUENCIA EN EL MICROBIOMA DEL SUELO.....	12
2.1 Señalización microbiana: Percepción vegetal a los COVs microbianos	12

2.2	COVs como agentes microbianos de promoción de crecimiento vegetal	12
2.3	COVs como elicitores microbianos de resistencia sistémica vegetal.....	15
2.4	Cambios fisiológicos y morfológicos mediados por COVs.....	16
2.5	Influencia de los COVs en la estructura microbiana rizosferica	19
3.	INTERACCIÓN DIRECTA E INDIRECTA DE COVs CON FITOPATÓGENOS	21
3.1	Mecanismos directos de inhibición de crecimiento y desarrollo: Efectos fungistáticos y fungicidas	21
3.2	Mecanismos directos de inhibición de crecimiento y desarrollo: Inhibición de estructuras especializadas.	25
3.3	Mecanismos indirectos: Señalización interespecífica e interrupción de la comunicación patógeno-hospedero.....	26
3.4	Mecanismos indirectos: Competencia microbiana.....	27
4.	APLICACIONES AGRÍCOLAS DE LOS COVs DE <i>Trichoderma</i> spp. Y SUS VENTAJAS ECOLÓGICAS	27
4.1	COVs como agentes microbianos para el biocontrol.....	28
4.2	Estimulación del crecimiento vegetal mediada por COVs	29
4.3	Impacto COVs en la sostenibilidad de sistemas agrícolas	30
4.4	Ventajas ecológicas del uso de COVs como sustitutos de agroquímicos.....	31
	CONCLUSIONES.....	32
	REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	33

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Impacto en el crecimiento vegetal frente a exposición de COVs de <i>Trichoderma viride</i>	14
Figura 2. Efecto de COVs de <i>Trichoderma guizhouense</i> (cedreno) en el desarrollo del primordio de la raíz lateral en <i>Arabidopsis thaliana</i>	17
Figura 3. Efectos positivos y negativos de COVs microbianos en la rizósfera	19
Figura 4. Efecto fungistático de COVs de <i>Trichoderma viride</i> en <i>Colletotrichum gloeosporioides</i> tras 7 días de exposición.	22
Figura 5. Efectos en hifas <i>F. oxysporum</i> y <i>B. cinerea</i> mediado por la aplicación de COVs.	24
Figura 6. Mecanismo de acción de COVs en células fúngicas.....	25

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Compuestos orgánicos volátiles de <i>Trichoderma</i> spp., funciones y patógenos diana.	9
----------------------------------------------------------------------------------------------------------	---

RESUMEN

La rápida evolución de la agricultura ha generado una situación que exige una solución más agresiva al ambiente, por ello la actual dependencia de la agricultura a los compuestos agroquímicos resulta preocupante pues ha repercutido en problemas ambientales, económicos y sanitarios de interés prioritario. En este contexto, los compuestos orgánicos volátiles (COVs) emitidos por *Trichoderma* spp. surgen como una alternativa biológica y eficiente hacia una agricultura más sostenible. Los COVs presentan diferentes mecanismos ecológicos que les permiten inhibir fitopatógenos, modular el crecimiento vegetal, y alterar el microbioma edáfico. Este trabajo explora las bases biosintéticas y funcionales de los COVs, la interacción con plantas y microorganismos y su potencial como sustitutos de agroquímicos. Mediante una revisión de literatura, se destacan las propiedades de COVs en biocontrol y bioestimulación vegetal, así como los retos asociados al escalar a nivel de campo abierto. Los COVs representan una alternativa de origen microbiológico que ayuda a la reducción de dependencia de insumos químicos sintéticos y fomenta la agricultura sostenible y ambientalmente responsable.

Palabras clave: Biocontrol, bioestimulación vegetal, compuestos orgánicos volátiles (COV), *Trichoderma* spp., microbioma rizosférico.

ABSTRACT

The rapid evolution of agriculture has generated a situation that demands a more aggressive environmental solution. Therefore, the current dependence of agriculture on agrochemicals is concerning, as it has resulted in priority environmental, economic, and health problems. In this context, volatile organic compounds (VOCs) emitted by *Trichoderma* spp. emerge as an efficient biological alternative for more sustainable agriculture. VOCs exhibit different ecological mechanisms that allow them to inhibit phytopathogens, modulate plant growth, and alter the soil microbiome. This work explores the biosynthetic and functional bases of VOCs, their interaction with plants and microorganisms, and their potential as substitutes for agrochemicals. Through a literature review, the properties of VOCs in plant biocontrol and biostimulation are highlighted, as well as the challenges associated with scaling up to the open-field level. VOCs represent a microbiological alternative that helps reduce dependence on synthetic chemical inputs and promotes sustainable and environmentally responsible agriculture.

Keywords: Biocontrol, plant biostimulation, volatile organic compounds (VOCs), *Trichoderma* spp., rhizospheric microbiome.

INTRODUCCIÓN

La agricultura es una actividad de gran importancia en la economía de diversos países, no solo por ser la principal fuente de generación de alimentos, si no también, por ser una actividad creadora de empleo y por lo tanto de estabilidad social (Grupo Banco Mundial, 2024). El impacto que tiene la agricultura se extiende también al ámbito de la salud, pues consagrar una agricultura eficiente y sostenible representa una forma de contrarrestar el problema mundial que representa la pobreza extrema y la desnutrición (Raza, 2020). Estas problemáticas surgen por el crecimiento poblacional excesivo, incluso se prevé que este alcance los 10000 millones de habitantes en 2050. Además, los cultivos alimentarios se ven afectados por fenómenos meteorológicos extremos, plagas e impactos del cambio climático lo que ocasionan un desbalance en la capacidad de sostener la producción agrícola frente al emergente crecimiento poblacional (Grupo Banco Mundial, 2024). Además de ser motor de economías en países en vías de desarrollo pues representa un alto impacto en el producto interno bruto y de la cual alrededor del 60% de la población rural depende como fuente de ingreso, también es base en la seguridad alimentaria (Aguirre et al., 2020; Gálvez, 2021).

No obstante, el rendimiento agrícola se ve comprometido por fitopatógenos que han desarrollado resistencia a las soluciones químicas empleadas para su control y en consecuencia constituye un desafío para los agricultores que buscan producir más alimentos, preservar el medio ambiente y cuidar de la salud (Hidalgo, 2017).

El uso de pesticidas, fungicidas y fertilizantes sintéticos en un inicio se presentaron como una solución innovadora ante las problemáticas agrícolas, sin embargo, el uso excesivo de este tipo de productos a lo largo del tiempo ha causado y continúa causando efectos nocivos que obstaculizan el desarrollo de una agricultura sostenible (Gálvez, 2021). El abuso de estos compuestos ha empeorado el problema de la degradación del suelo, la contaminación de aguas y el aumento de residuos tóxicos en los alimentos (Zhang et al., 2018a; Nicolopoulou-Stamati et al., 2016). Para mitigar estos riesgos se han implementado leyes y normativas que regulan el uso de agroquímicos (Hou et al., 2025).

Debido al impacto de la producción agrícola que tiene en la nutrición mundial y seguridad alimentaria, es esencial que dentro del contexto agrícola se evite el uso de químicos que puedan representar un riesgo para el equilibrio ambiental y perjudicial para la salud, por ello es necesaria la búsqueda de alternativas sostenibles y ecológicamente responsables con el ambiente para el control de enfermedades en plantas, debido al incremento de la resistencia de los fitopatógenos a los compuestos químicos y el constante cambio climático (Aguirre et al., 2020; Grupo Banco Mundial, 2024).

El uso de soluciones biológicas para el control de enfermedades ha ganado popularidad en el mundo y su aplicación dentro de la agricultura es progresivo, siendo su adopción limitada debido a restricciones económicas y a la falta de concientización sobre su impacto positivo en el clima (Hidalgo, 2017; Vela et al., 2019). El género de hongo *Trichoderma* spp. se presenta como una opción prometedora en la agricultura debido a sus características antagonistas frente a problemas fitosanitarios y sus capacidades de bioestimulación de crecimiento vegetal, mecanismos que se ven favorecidos por la producción de compuestos volátiles (Guzmán-Guzmán et al., 2023).

Estudios demuestran que existen interacciones con microorganismos patogénicos y no patogénicos que favorecen o dañan a las plantas, principalmente mediante la percepción de compuestos volátiles sean orgánicos o inorgánicos y que a su vez afectan a las interacciones ecológicas con otros niveles tróficos (Ramírez, 2019). Los compuestos volátiles (COV) son moléculas orgánicas hidrofóbicas de bajo peso molecular y que debido a sus propiedades son capaces de atravesar membranas celulares de plantas, de este modo cumplen su rol fundamental dentro del funcionamiento de los ecosistemas edáficos (Kaddes et al., 2019). Los COV provenientes de hongos son moléculas de diferentes orígenes bioquímicos que actúan dentro de la relación planta-patógeno (Gualtieri et al., 2022). Una de las principales ventajas de los COV es su fácil difusión sea a través del aire y del agua, lo que ayuda a la señalización del suelo y también a la ampliación del rango de acción de la actividad contra fitopatógenos (Guo et al., 2019).

La producción de COV de *Trichoderma* spp. es uno de los mecanismos de acción para inhibir la acción patogénica de hongos y bacterias, así como la promoción del crecimiento y desarrollo de resistencia sistémica de la planta (Abdenaceur et al., 2024; Ramírez, 2019). Las especies de *Trichoderma* presentan diferentes perfiles de COVs y, por lo tanto, presentan diferentes grados de antagonismo frente a distintos patógenos, así como variadas interacciones multitróficas que proporcionan mejores resultados ante la protección de cultivos de las enfermedades (Gualtieri et al., 2022).

El estudio de las propiedades de crecimiento vegetal que proveen los COV se realiza mediante análisis *in vivo*, sin embargo, los estudios *in situ* pueden verse afectados debido a las condiciones cambiantes en el campo, ya que la capacidad de acción de los COV depende de su origen, dosis y forma de aplicación, por lo que su uso aún no es una práctica recurrente en la agricultura, sin embargo, se presentan como una solución innovadora y prometedora frente a los compuestos químicos ampliamente usados (Kaddes et al., 2019; Abdenaceur et al., 2024; Joo y Hussein, 2022).

La investigación de las capacidades del género *Trichoderma* para el control biológico ha permitido la inserción de nuevas alternativas frente al uso de químicos en la agricultura, sin embargo, aun continúan las investigaciones relacionadas con los mecanismos de acción que tienen, los posibles efectos que podrían ocasionar sobre los ecosistemas agrícolas para garantizar su efectividad y seguridad a largo plazo, así como las interacciones con microbioma rizosférico y las plantas. (Kubiak et al., 2023; (Guo et al., 2019).

En este contexto, la revisión bibliográfica respecto a los COVs producidos por *Trichoderma* spp. permitirá la obtención de información que facilitará la adopción de esta alternativa, ayudando tanto a agricultores como técnicos para integrarla en sus prácticas cotidianas, contribuyendo a crear una agricultura más sostenible, ambientalmente responsable y saludable con el planeta.

OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL

Establecer el estado del arte de la capacidad de *Trichoderma* spp. para la producción de compuestos orgánicos volátiles y su aplicación como alternativa biológica al uso de productos químicos en la agricultura.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

Describir las principales características de los compuestos orgánicos volátiles producidos por el hongo *Trichoderma* spp.

Explicar los principales mecanismos de interacción de los compuestos orgánicos volátiles de *Trichoderma* spp. con plantas y fitopatógenos.

Investigar sobre la aplicación de los compuestos orgánicos volátiles de *Trichoderma* spp. y los efectos dentro de la relación planta-patógeno y el ecosistema.

MARCO TEÓRICO

1. FUNDAMENTOS DE LOS COMPUESTOS ORGÁNICOS MICROBIANOS Y SU DIVERSIDAD FUNCIONAL ECOLÓGICA

1.1 Origen y biosíntesis de los Compuestos Orgánicos Volátiles Microbianos

Los compuestos orgánicos volátiles (COVs) se encuentran ampliamente distribuidos en la naturaleza y permiten mediar distintas interacciones inter e intraespecíficas entre organismos y el ambiente. Además, en el contexto de la microbiología agrícola, los COVs pueden afectar de manera directa e indirecta la salud y procesos fisiológicos de plantas y otros microorganismos (Bitas et al., 2013).

Se tratan de metabolitos secundarios producidos por los seres vivos, en especial por microorganismos. Poseen bajo peso molecular, son lipofílicos, de baja a media solubilidad en agua con olor distintivo y una alta presión de vapor por lo que pueden difundirse fácilmente a temperaturas y presiones normales en entornos heterogéneos como la rizosfera (Gualtieri et al., 2022).

Los COVs constituyen compuestos de diversidad química pues pertenecen a diferentes clases de como alcoholes, aldehídos, ésteres, terpenoides, hidrocarburos, cetonas y derivados de ácidos grasos. Los componentes químicos de los COVs varían de manera temporal y cambian en función de la temperatura, sustrato y otros factores ambientales (Hung et al., 2015; Bitas et al., 2013). Se producen como resultado del metabolismo microbiano secundario a partir de precursores primarios como el fosfoenolpiruvato (PEP), eritrosa-4-fosfato (E4P), piruvato y acetil CoA. Las rutas metabólicas implicadas en la producción de estos compuestos se incluyen las vías de shikimato fenilalanina, la vía del ácido mevalónico (MVA), la vía del metileritritol fosfato (MEP) y la vía de la lipoxigenasa (LOX) (Kaddes et al., 2019). La biosíntesis de los COVs depende de la disponibilidad de carbono, nitrógeno, azufre y energía proporcionada en el metabolismo primario (Kaddes et al., 2019).

1.2 Diversidad y funciones ecológicas de los Compuestos Orgánicos

Volátiles de *Trichoderma* spp.

Las especies del género *Trichoderma* spp. han sido ampliamente investigadas dentro del campo de la agricultura debido a sus capacidades para reducir las enfermedades de las plantas y promover su crecimiento y productividad (Lee et al., 2016). Son simbioses vegetales oportunistas y avirulentos, es decir su modo de acción incluye la inducción de resistencia sistémica vegetal, antibiosis, eficiencia nutricional mejorada y micoparasitismo (Vinale et al., 2007; Lee et al., 2016; Gualtieri et al., 2022).

En la actualidad, este género se encuentra entre los agentes de control biológico más estudiados puesto que puede proporcionar ventajas como el rápido establecimiento dentro de las comunidades microbianas de la rizosfera, por su capacidad de colonización, control de la microflora patógena y competitiva mediante actividad antagónica, mejoramiento de la salud vegetal y estimulación del crecimiento radical (Vinale et al., 2007). Además, al ser naturalmente resistentes a diversos compuestos químicos y fungicidas lo vuelven ideal para la integración dentro de las prácticas agrícolas (Joo y Hussein., 2022).

Los COVs de *Trichoderma* spp., en la actualidad, son fuente de investigaciones destacadas por su versatilidad ecológica y funcional. Por ejemplo, los COVs mejor caracterizados dentro de este género pertenecen a los grupos químicos alcoholes como 1-octen-3-ol, piranonas, o lactonas como 6-pentil-2H-piran-2-ona (6-PP), uno de los primeros COVs en ser caracterizado a partir de *Trichoderma viride*, aunque se dio mayor bioprospección en la industria alimentaria, terpenoides como los isoprenos o farneseno, entre otros diversos (Contreras-Cornejo et al., 2016; You et al., 2022; Lee et al., 2016; Rubio et al., 2023). Esta amplia diversidad química permite múltiples modos de acción y adaptación ante distintas interacciones intra e interespecíficas y condiciones de estrés. En la tabla 1 se resumen los principales COVs producidos por especies de género *Trichoderma* más representativos, su función ecológica y los fitopatógenos diana identificados hasta la actualidad.

Tabla 1. Compuestos orgánicos volátiles de *Trichoderma* spp., funciones y patógenos diana.

COVs	Categoría química	Especies productoras	Función biológica	Fitopatógenos diana	Referencia
6-pentil-2H-piran-2-ona (6-PP)	Lactona	<i>T. viride</i> <i>T. harzianum</i> <i>T. atroviridae</i> <i>T. spirale</i>	Actividad antifúngica y antinematoda. Promotor de crecimiento. Afecta al metabolismo de aminoácidos e induce a la autofagia	<i>Botrytis cinerea</i> , <i>Fusarium oxysporum</i> <i>Cylindrocarpon destructans</i> <i>Peronophytophthora litchi</i> <i>Rhizoctonia solani</i>	(Contreras-Cornejo et al., 2016) (Chávez-Avilés et al., 2024)
1-octen-3-ol	Alcohol	<i>T. atroviride</i> <i>T. viride</i>	Induce respuestas de conidiación y defensa a través de ácido jasmónico	<i>Rhizoctonia solani</i>	(Contreras-Cornejo et al., 2016)
3-Octanona	Cetona	<i>T. atroviride</i> <i>T. koningiopsis</i>	Inhibe crecimiento micelial y formación de microesclerocios	<i>Verticillium dahliae</i>	(Contreras-Cornejo et al., 2016) (Kong et al., 2022)
2-metil-1-butanol	Alcohol	<i>T. asperelloides</i> <i>T. harzianum</i> <i>T. koningiopsis</i>	Promueve crecimiento vegetal. Efectos antifúngicos leves.	<i>Colletotrichum</i> sp. <i>N. clavispora</i> <i>C. cassicola</i> <i>C. lunata</i>	(Zhao et al., 2022)
2-feniletanol	Alcohol	<i>T. harzianum</i>	Reduce el crecimiento de <i>Aspergillus flavus</i> y la producción de aflatoxinas	<i>Fusarium oxysporum</i> , <i>Aspergillus flavus</i>	(Contreras-Cornejo et al., 2016)
5-pentil-2-furaldehído	Aldehído	<i>T. atroviride</i> , <i>T. harzianum</i>	Actividad antifúngica, señalización de respuestas de defensa, modulación del microbioma rizosférico.	<i>Botrytis cinerea</i> , <i>Rhizoctonia solani</i> , <i>Alternaria</i> spp.	(Schalchli et al., 2014)
2-pentil furano	Compuesto heterocíclico	<i>T. asperellum</i> <i>T. atroviride</i>	Actividad antifúngica. Inhibición de la	<i>C. acutatum</i> <i>Monilinia fructicola</i>	(Chávez-Avilés et al., 2024)

		<i>T. harzianum</i>	síntesis del glucano	<i>Sclerotinia clerotiorum</i> <i>Fusarium</i> <i>Oxysporum</i>	
α -felandrenol	Monoterpeno	<i>T. asperellum</i> <i>T. atroviride</i>	Pérdida del material citoplasmático y distorsión del micelio	<i>Penicillium cyclopium</i> <i>Colletotrichum acutatum</i>	(Chávez-Avilés et al., 2024)

Gracias a la amplia diversidad funcional ecológica evidenciada de los COVs de *Trichoderma* spp. hay mecanismos destacables de acción que juegan un papel fundamental en interacciones inter-especies e intra-especies (Weisskopf et al., 2021). La actividad antifúngica, antibacteriana y antinematoda de los COVs ocurre gracias a las alteraciones que se producen en las membranas y la homeostasis iónica. Algunos actúan como fitohormonas o moduladores de rutas hormonales en plantas aumentando la elongación radicular, la producción de clorofila o activando las vías de defensa inducida vegetal gracias a su facilidad de difusión. Además, son capaces de actuar como señales químicas dentro de la comunidad microbiana favoreciendo interacciones y modificando la estructura del microbioma edáfico (Kottb et al., 2015; Weisskopf et al., 2021).

1.3 Propiedades fisicoquímicas y mecanismos de dispersión de los COVs microbianos en ambientes agrícolas

Las propiedades físicas y químicas de los COVs ayudan a su movilidad, persistencia y efectividad biológica dentro de ambientes agrícolas. Su fácil difusión se debe a la alta presión de vapor que le permite alcanzar las raíces de las plantas y microorganismos que se encuentran alejados de la zona donde se encuentra el microorganismo productor de COVs, esto los hacen adecuados para su uso en estrategias de control biológico por su función ecológica de alcance a distancia de sus efectos antagonistas contra fitopatógenos (Santos et al., 2021)

Algunas características de los suelos como la textura, el pH, la humedad relativa y el contenido de materia orgánica influyen dentro de la manera en la que se comportan muchos

COVs dentro del microbioma edáfico. Estos factores tienen un impacto significativo dentro retención, estabilización biodisponibilidad y degradación (Insam y Seewald, 2010)

La textura del suelo es determinante en términos de movilización de COVs, los suelos arcillosos poseen una alta capacidad de intercambio catiónico y mayor proporción de microporos por lo que los COVs tienden a adsorberse con mayor facilidad en la superficie de las partículas del suelo. En consecuencia, se genera la prolongación de su permanencia en el ambiente, pero limita el alcance de su difusión en el entorno de la rizosfera (Peñuelas et al., 2014). Los suelos arenosos, en cambio, al presentar una estructura más porosa y con baja capacidad de retención llegan a favorecer la rápida volatilización asegurando la dispersión efectiva facilitando el alcance hacia zonas más distantes. El contenido de materia orgánica también influye en la capacidad de retener dentro del ambiente rizosférico a los COVs, así los suelos con alto contenido orgánico sirven como reservorios temporales de COVs debido a su afinidad hidrofóbica con otras moléculas del mismo tipo (Peñuelas et al., 2014; Bitas et al., 2013). El pH puede modificar la forma química de los COVs así como su actividad funcional ecológica (Insam y Seewald, 2010).

Los COVs producidos por *Trichoderma* spp. son capaces de interactuar de manera química entre los producidos por otros microorganismos del suelo. De manera natural, se forman mezclas complejas de perfiles volátiles que en conjunto pueden generar efectos biológicos distintos a los estudiados de manera individual. Los fenómenos de sinergia que se evidencian se relacionan con la potencia del efecto antifúngico, antibacteriano y fitohormonal o la expresión de genes de biocontrol e incluso impulsar relaciones antagonistas. De este modo es posible denotar el efecto que presentan los COVs microbianos sobre otros sea potenciando, bloqueando, neutralizando o disminuyendo la bioactividad (Schulz-Bohm et al., 2017).

2. COVs DE *Trichoderma* spp. COMO MODULADORES DE CRECIMIENTO Y DEFENSA VEGETAL E INFLUENCIA EN EL MICROBIOMA DEL SUELO

2.1 Señalización microbiana: Percepción vegetal a los COVs microbianos

Las plantas tienen la capacidad de detectar COVs microbianos gracias a sus mecanismos sensoriales. Por lo general para las plantas, estos compuestos actúan como señales químicas o elicitores bióticos que desencadenan respuestas fisiológicas y moleculares en los tejidos (Bitas et al., 2013). Las raíces cuentan con receptores y transportadores hormonales que facilitan la detección de COVs microbianos de la rizosfera, aunque estos no son específicos para mediar la interacción COVs-planta, estos compuestos son capaces de atravesar la membrana celular y enviar señales químicas (Li et al., 2021).

De este modo sin contacto físico directo, los microorganismos son capaces de modificar el desarrollo radical, la fisiología vegetal, alterar las vías hormonales y la producción de biomasa vegetal (Schulz-Bohm et al., 2017). En base a las investigaciones, los COVs podrían actuar como señales epigenéticas ambientales, modulando las respuestas vegetales mediante la influencia directa en la expresión de genes involucrados en la defensa. Este mecanismo señala una memoria transitoria pues no repercute en cambios a nivel genético heredables (Bitas et al., 2013; Kanchiswamy et al., 2015).

2.2 COVs como agentes microbianos de promoción de crecimiento vegetal

En la actualidad, los mecanismos de promoción de crecimiento vegetal aún son muy poco estudiados, sin embargo, se han determinado que son diversos dependiendo de factores como la especie de PGPF (Hongo promotor de crecimiento vegetal), cultivo, etapa de desarrollo vegetal, concentración y duración de la exposición (Lee et al., 2016). Esta capacidad de crecimiento se atribuye a la modulación de fitohormonas como el ácido indolacético, las giberelinas y el ácido abscísico (Weisskopf et al., 2021). Las especies microbianas detectan la planta huésped lo que les permite desarrollar sus estrategias de colonización rizosférica produciendo así sustancias reguladoras de crecimiento vegetal, entre las que se incluyen a las auxinas o citoquinas (Kanchiswamy et al., 2015).

Ante la exposición de COVs se observa que existe un aumento de la biomasa aérea y radical, estimula el crecimiento y el contenido de clorofila (Weisskopf et al., 2021). El ensayo realizado por Joo y Hussein en 2022 indicó que los COVs de *Trichoderma* spp. mejoran de manera significativa la germinación de semillas. La concentración de estos compuestos aplicada sea de manera directa en el suelo o en las hojas debe ser la adecuada, no alta que genere daños tóxicos directos a la planta y en consecuencia ralentice el crecimiento vegetal o insuficiente que no genere ningún cambio aparente (Joo y Hussein, 2022). El tiempo de exposición a COVs de *Trichoderma* spp. Influye directamente en el crecimiento vegetal. Así una concentración de 0,166 a 1 mg/L aproximadamente de 6-PP (6 pentil-2-H-piran-2-ona) de *Trichoderma viride* causó en planta de tomate luego de la exposición por 14 días un aumento de 41.2% en el desarrollo vegetal mientras que a 21 días de exposición se observó un aumento de cerca 99.7 % como se presenta en la figura 1. Aquí se encontró que la mayoría de cepas con capacidad bioestimulante producen un mayor número de terpenos complejos (Lee et al., 2016).

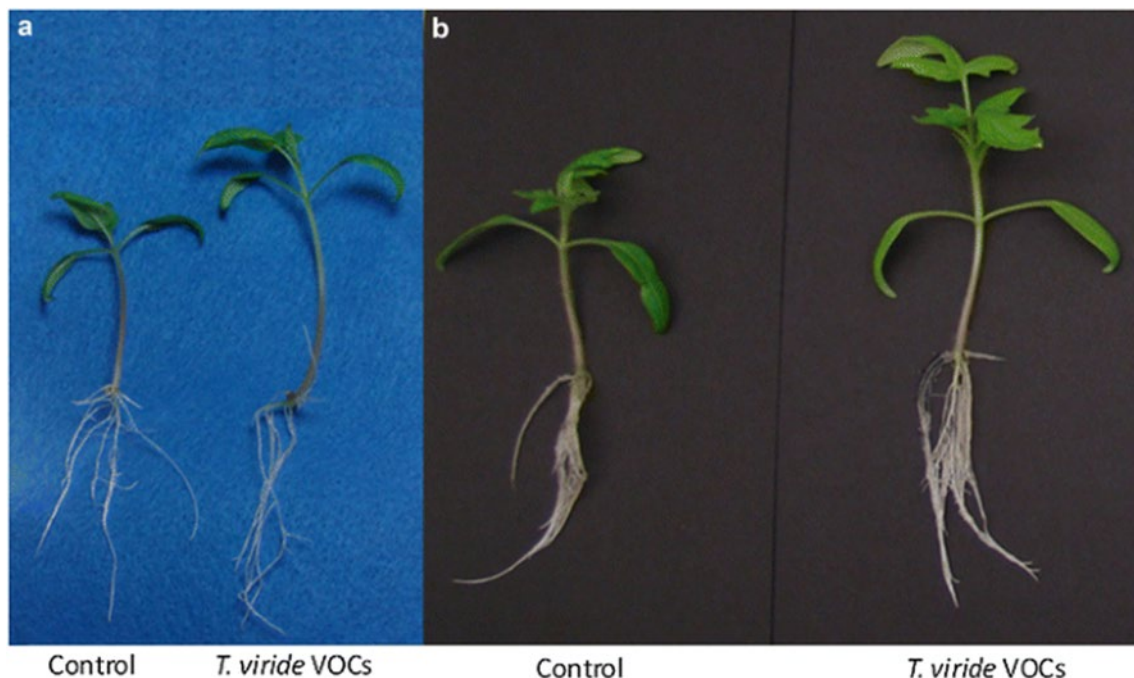


Figura 1. Impacto en el crecimiento vegetal frente a exposición de COVs de *Trichoderma viride*.

Exposición realizada a 14 (a) y 21 (b) días. Las plántulas con exposición a COVs de *Trichoderma* spp. Presentan un crecimiento más rápido, sistema radical más extenso y hojas más verdes en la misma cantidad de tiempo que plántulas sin exposición. Tomado de (Lee et al., 2016).

Los microorganismos productores de ACC deaminasa (ácido 1-aminociclopropano-1-carboxílico) son capaces de estimular el crecimiento vegetal gracias a la escisión del aminoácido ACC precursor del etileno, que en cantidades altas puede inhibir el crecimiento y se produce α -cetobutirato y amoníaco. *Trichoderma asperellum* presenta el gen *accd* implicado también en la elongación de raíces (Contreras-Cornejo et al., 2016).

Los COVs juegan un papel fundamental en el incremento de la expresión de genes vegetales involucrados con la expansión celular y aquellos relacionados con fitohormonas. En *Arabidopsis thaliana*, se observó la inducción de un gen relacionado con la biosíntesis de auxinas, como es el ácido indolacético (IAA) gracias a la exposición de COVs de *T. asperellum*. Esta inducción fue zonal y se evidenció con mayor incidencia en la punta de las hojas (Kottb et al., 2015; Joo y Hussein, 2022). Así mismo la estimulación del crecimiento radicular mediada por un sesquiterpeno producido por *T. guizhouense* se evidenció como estimulante para la formación de raíces laterales más densas y el desarrollo de pelos radiculares siendo útil en la absorción de nutrientes y capacidad adaptativa vegetal (Li et al., 2021; Contreras-Cornejo et al., 2016).

El aumento significativo del contenido de clorofila en tejidos foliares debido a la exposición a COVs de *Trichoderma* spp. ocurre al igual que otros mecanismos de promoción de crecimiento vegetal, mediante modulación de rutas hormonales y la influencia en expresión génica específica (Kottb et al., 2015). Las fitohormonas promotoras de crecimiento estimulan la proliferación de cloroplastos. Además, se evidencia una acumulación de almidón en las hojas denotando la capacidad de influir dentro de la actividad fotosintética vegetal (Bitas et al., 2013). Se ha reportado que el aumento de clorofila puede ir de 70.7% a los 14 días de

exposición hasta el 100% a los 21 días de exposición de COVs (Lee et al., 2016). Los COVs de *Trichoderma viride* también evidencia un proceso de floración más temprana (Kanchiswamy et al., 2015).

Este tipo de mecanismos multifuncionales promueven que la aplicación de COVs sea de importancia en el crecimiento vegetal tanto en condiciones normales como bajo estrés abiótico (Fincheira et al., 2021).

2.3 COVs como elicitores microbianos de resistencia sistémica vegetal

Las plantas presentan mecanismos de defensa que se expresan activamente en respuesta al estrés. Los COVs de *Trichoderma* spp. pueden activar estos mecanismos generando la Resistencia Sistémica Inducida (ISR) mediante señales químicas captadas por la planta y estimulando las defensas endógenas vegetales. Para que esto ocurra es necesario la acumulación de compuestos fenólicos, producción de enzimas, y favorecer la expresión de genes relacionados a la respuesta patogénica (PR) (Choudhary et al., 2007).

Los elicitores son sustancias que se aplican de manera preventiva para evitar o reducir los daños vegetales que se producen por acción de enfermedades. Bajo este concepto, los COVs son exoelicitores bióticos que actúan como inductores de la resistencia sistémica en plantas mediante el desarrollo de respuestas complejas mediadas a distancia (INTAGRI, 2017; Li et al., 2021).

Los COVs de *Trichoderma viridens* inducen la resistencia sistémica en plantas mediante la estimulación de la producción de oxipilinas específicas como el 12-oxo-fito-dienoico y el α -ketol de octadecadienoico. Estos compuestos químicos actúan como señales importantes para el desarrollo y respuesta a estrés entre ellos la respuesta de defensa contra patógenos, además viajan a través del xilema hacia órganos distales como raíces o brotes desencadenando respuestas defensivas sin causar daño directo (Yu y Luo, 2020).

Trichoderma spp. puede activar resistencia local o sistémica en plantas mediante la introducción de cambios intracelulares. Al exponerse a los COVs como el 6-PP o 1-octen-3-ol se observa un aumento de estructuras defensivas como tricomas, la acumulación de moléculas reactivas oxígeno ROS y el peróxido de hidrógeno H_2O_2 a nivel foliar, antocianinas,

camaxelinas y genes defensivos relacionados al ácido salicílico y defensinas, muchos de estos que se encuentran sobre expresados (Contreras-Cornejo et al., 2016). Además, la aplicación directa de COVs sin presencia de agente productor genera una modulación negativa del contenido de glucosilatonos, metabolitos clave en la defensa contra herbívoros e insectos como estrategia ecofisiológica para establecer el balance crecimiento defensa. El descenso de glucosilatonos responde a una necesidad de optimización de recursos hacia defensas de carácter más eficiente según el contexto, es decir en presencia de patógenos fúngicos se suprime esta ruta de producción para guardar energía (Kottb et al., 2015).

Aunque los COVs de *Trichoderma* spp. Pueden mediar la respuesta sistémica vegetal frente a patógenos, las plantas presentan estos compuestos de defensa que sirven como barreras para evitar que organismos logren colonizar. Se ha evidenciado que la acción del ácido salicílico (SA) es capaz de regular la proliferación de *T. asperelloides* en las raíces de *Arabidopsis thaliana*. De esta manera se evita la diseminación indiscriminada en los tejidos radicales mediante el engrosamiento de pared celular (Alonso-Ramírez et al., 2014). Sin embargo, *Trichoderma* spp. Es capaz de aumentar la expresión de factores de transcripción como WRKY18, WRKY40, WRKY60, WRKY33, que activan respuestas frente a patógenos de la vía del ácido jasmónico suprimiendo la respuesta del SA (Contreras-Cornejo et al., 2016; Brotman et al., 2013).

2.4 Cambios fisiológicos y morfológicos mediados por COVs.

Tanto los efectos al crecimiento vegetal como la inducción de sistemas de defensa mediados por COVs de *Trichoderma* spp. provocan cambios a nivel morfológico y fisiológico que les permiten aumentar su biomasa, así como mejorar la capacidad antioxidante o la capacidad de tolerancia al estrés (Santos et al., 2021).

A nivel morfológico se han detectado alteraciones en la longitud y densidad de raíces laterales en contacto con COVs fúngicos. Se ha encontrado que los sesquiterpenos producidos por *Trichoderma* spp. Como el cedreno están relacionados con la inducción de la formación de las raíces laterales debido al aumento de la expresión en la transcripción de

auxinas. De esta manera se genera una mejora en la absorción de nutrientes y agua mediante la influencia no directa de *Trichoderma* spp como se observa en la figura 2 (Li et al., 2021).

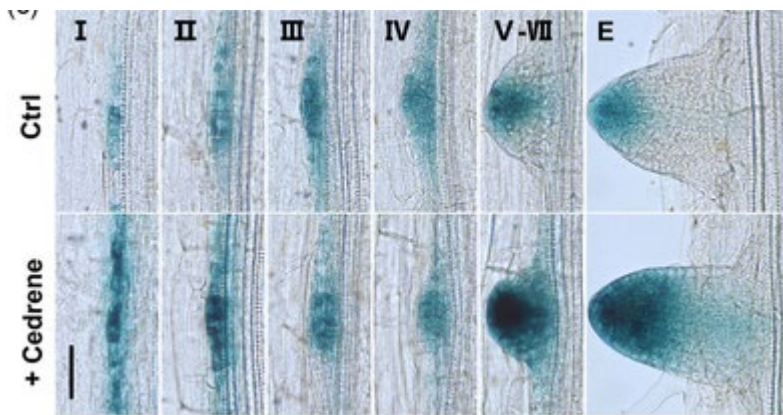


Figura 2. Efecto de COVs de *Trichoderma guizhouense* (cedreno) en el desarrollo del primordio de la raíz lateral en *Arabidopsis thaliana*.

Se observa mayor incidencia de crecimiento radical bajo el efecto de cedreno. Tomado de: (Li et al., 2021).

Además, los ensayos de exposición a COVs han permitido dilucidar sobre el aumento en la biomasa vegetal del 39,8% hasta el 210% y evidenciando las mejoras significativas a nivel germinativo de las semillas vegetales (Joo y Hussein, 2022). Las plantas que se ven expuestas a COVs son también más robustas, con menor signo de marchitamiento, con hojas más oscuras por el contenido de clorofila y el aumento de pigmentos, además se observa un aumento en la densidad de tricomas en la superficie de las hojas, alrededor de 47% frente a aquellas sin exposición. Estas estructuras son esenciales para la defensa frente a herbívoros y evitar la pérdida de agua (Kottb et al., 2015)

Los COVs de *Trichoderma* spp. presentan influencia a nivel fisiológico vegetal, principalmente en parámetros relacionados con la fotosíntesis y la tolerancia al estrés ambiental. El estrés salino causa en las plantas deshidratación, trastornos nutricionales, estrés oxidativo, inestabilidad de la membrana, disminución en la actividad metabólica y fotosintética, acumulación de iones Na y Cl en el citosol (Metwally y Soliman, 2023). *T. virens*

y *T atroviride* enriquecieron el crecimiento de *Arabidopsis thaliana* mediante el rechazo de iones Na (Zhang et al., 2018b). *T. asperellum* alivió los efectos frente al estrés salino de la planta de pepino mediante la alteración de niveles de fitohormonas y la capacidad de solubilización del fosfato (Metwally y Soliman, 2023). *T. longibrachiatum* mejoró la tolerancia al estrés mediante el aumento de la actividad de enzimas antioxidantes como superóxido dismutasa (SOD), peroxidasa (POD) y catalasa (CAT), además, influye en la regulación de iones dentro del citosol y en la expresión genética que intervienen en la vía de la hipersensibilidad a la sal (SOS) generando menor acumulación iónica de Na (Zhang et al., 2019)

Estos compuestos actúan como reguladores eco-fisiológicos bajo estrés hídrico y térmico. Este tipo de estrés causa daños en las membranas celulares provocando la fuga de iones, la peroxidación lipídica inducida por la presencia de especies reactivas de oxígeno ROS que se producen durante los estados de estrés. Algunas de las estrategias directas de la planta frente a la pérdida de agua, es el cierre de estomas o la reducción del área foliar, de esta manera se asegura el mantenimiento de la fotosíntesis. La aplicación de COVs de *Trichoderma asperellum* reduce de manera intermedia la fuga de electrolitos de los tejidos foliares mediante el cierre de estomas promoviendo así un estado de homeostasis (Cornejo-Ríos et al., 2021; Senizza et al., 2023)

La exposición de COVs de *Trichoderma harzianum* estimula mecanismos clave para optimizar y mejorar la nutrición vegetal. Principalmente mejoran la captación de N, P y K en las hojas al reducir el cierre estomático y al aumentar la tasa de fotosíntesis. Se conoce que este proceso ocurre por una remodelación de la expresión genética y de los procesos bioquímicos mediada por los COVs aumentando la absorción de micronutrientes (Fe, Mn y Zn) y macronutrientes como (P, Mg, Ca y K) en raíces. (Shabani et al., 2024). *Trichoderma koningi* mejora la absorción de P y Mg en plantas de pimiento influyendo en la tasa de asimilación de CO₂ y la eficiencia de los fotosistemas (Bonini et al., 2020). Las vías de absorción de nutrientes mediada por COVs fúngicos aún no se encuentra desarrollada de

manera clara como ocurre con COVs bacterianos en especial del género *Bacillus* (Fincheira y Quiroz, 2018).

2.5 Influencia de los COVs en la estructura microbiana rizosférica

Los COVs generan una influencia en el microbioma del suelo principalmente en la rizosfera, modificando la composición y funcionalidad de las comunidades microbianas asociadas al sistema radicular. La principal ventaja de los COVs es que no se limitan al hospedero vegetal si no que favorecen la proliferación de microorganismos benéficos y suprimen comunidades patogénicas. Las propiedades físicas de los COVs permiten que sean usados como señales de comunicación entre organismos, funcionando infoquímicos o semioquímicos, especialmente en ambientes no acuoso. Dentro del microbioma se presentan efectos positivos y negativos generados en plantas gracias a las señales químicas emitidas mediante los COVs microbianos que se ejemplifican en la figura 3 (Jalali et al., 2017).

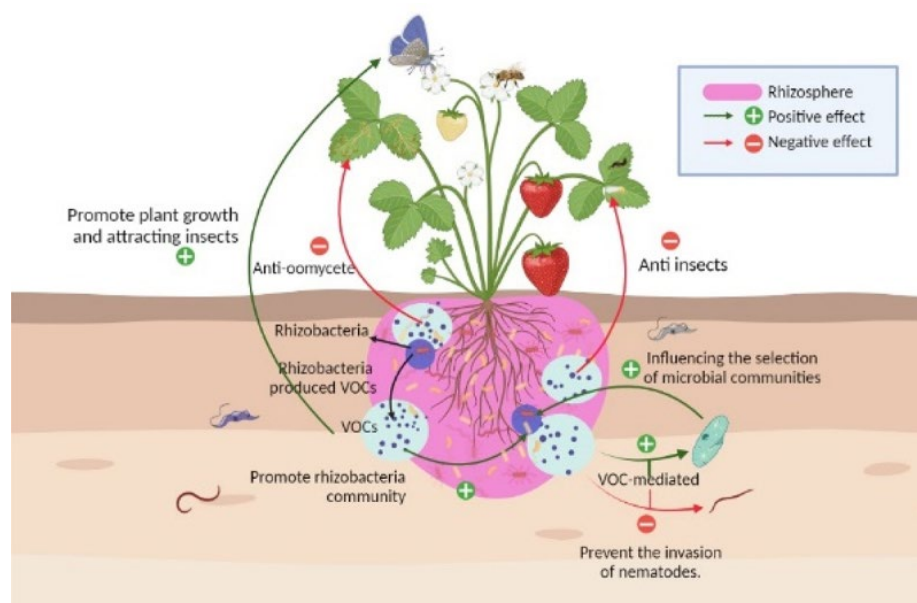


Figura 3. Efectos positivos y negativos de COVs microbianos en la rizósfera

Dentro de la rizósfera se evidencia la influencia del microbioma asociado puesto que sus interacciones generan reacciones positivas para modificar este ecosistema, así como la influencia directa sobre la mejora vegetal, sin embargo, las reacciones negativas

corresponden a los efectos de antagonismo que generan evitando que otros organismos logren colonizar las raíces vegetales. Tomado de: (Srikamwang et al., 2023)

Muchos microorganismos rizosféricos son capaces de producir y responder de manera estructural y funcional a la presencia de COVs. Las principales respuestas que han sido reportadas incluyen la modulación de la motilidad, virulencia, formación de biofilms, producción de metabolitos secundarios, resistencia antibiótica y crecimiento. No se presentan mecanismos de detección de células microbianas frente a los COVs, sin embargo, gracias a sus propiedades fisicoquímicas son transportadas de manera pasiva a través de las membranas o paredes celulares (Weisskopf et al., 2021).

Los COVs de origen fúngico pueden desencadenar respuestas interreinos con distintas respuestas fenotípicas. La influencia de COVs de *T. atroviridae* recae en la expresión de genes de biocontrol en *Pseudomonas fluorescens*, sin embargo, también se presentan efectos adversos de COVs bacterianos. Muchos de estos compuestos son capaces de restringir la capacidad de crecer o germinar de los propágulos fúngico, un fenómeno conocido como fungistasis del suelo. Este mecanismo adverso podría afectar la funcionalidad benéfica de COVs de *Trichoderma* spp. (Schulz-Bohm et al., 2017) (Srikamwang et al., 2023).

La interacción de COVs hongo-hongo puede funcionar como señal de desarrollo fúngico sea esta positiva o negativa. Así son capaces de actuar como inhibidores de la formación de esporas o impulsar interacciones antagónicas. Las más destacables de *Trichoderma* spp. son los efectos contra *Fusarium oxysporum*, *Rhizoctonia solani*, *Sclerotium rolfsii*, *Sclerotinia sclerotiorum* (Schulz-Bohm et al., 2017). Uno de los principales mecanismos de acción es la interferencia en rutas metabólicas esenciales que previenen el crecimiento fúngico (Fialho et al., 2015). Sin embargo, algunos de los compuestos fúngicos pueden funcionar como desintoxicantes de los compuestos que producen la competencia. El 6-PP producido por *Trichoderma harzianum* puede ser desintoxicado por *Fusarium graminearum*

(Schulz-Bohm et al., 2017). Además, estos compuestos también funcionan como fuentes de carbono en ambientes con escasez de estos (Cale et al., 2016).

Los efectos en interacciones vegetales de COVs son amplios y además de permitir el crecimiento y la inducción de sistemas de resistencia son potentes moléculas de señalización fitohormonal lo que contribuye a una mayor tolerancia al estrés (Senizza et al., 2023). Funcionan también como una fuente directa de nutrientes, afectan la biosíntesis de metabolitos secundarios vegetales e inducen el mecanismo de fungistasis y supresión del suelo. Es importante destacar que las plantas también son ampliamente conocidas por su capacidad de producción de COVs lo que permite que se desarrolle una comunicación subterránea mediada por el intercambio de compuestos volátiles. Aunque estas interacciones se observan que ocurren de manera unidireccional, donde uno de los organismos envía señales y en el otro ocurren las modificaciones sean de inhibición o como señales atrayentes. De este modo los COVs son mediadores clave en la configuración del microbioma rizosférico funcional (Schulz-Bohm et al., 2017).

3. INTERACCIÓN DIRECTA E INDIRECTA DE COVs CON FITOPATÓGENOS

Las enfermedades vegetales son en su mayoría causadas por efecto de hongos patógenos, es decir al rededor del 85% de las enfermedades reconocidas tienen origen fúngico. Se han identificado cerca de 19000 especies fúngicas que generan daños y enfermedades en plantas (Chelladurai et al., 2023). Por ello, la investigación relacionada a los efectos de la interacción de COVs frente a hongos fitopatógenos resulta de gran importancia. Estos mecanismos principalmente son resultado de una interacción sin contacto directo del hongo productor frente a los hongos patógenos (Kong et al., 2022).

3.1 Mecanismos directos de inhibición de crecimiento y desarrollo: Efectos fungistáticos y fungicidas

Los COVs tienen la capacidad de inhibir directamente el crecimiento micelial y la formación de estructuras de resistencia fúngicas a través de mecanismos que generan efectos fungistáticos; es decir inhiben el crecimiento del hongo sin causar muerte celular, o

efectos fungicidas donde se induce a muerte celular eliminando por completo el hongo. Los efectos fungistáticos de COVs liberados por *T. viride* se observan en la inhibición del crecimiento de *Fusarium* spp, ya que a los 2 días de exposición el halo de crecimiento del hongo fitopatógeno se ve disminuido un 13% frente al control. Además afectan también a la morfología de *Colletotrichum gloeosporioides* suprimiendo por completo el crecimiento micelial evitando la exposición de micelio blanco esponjoso a los 7 días de exposición como se muestra en la figura 4 (Sinuco et al., 2017). Estos efectos sugieren que los COVs intervienen en procesos claves como la síntesis de pared celular, metabolismo energético o expresión de genes relacionados con el crecimiento. Una estrategia muy usada en biocontrol debido a que no ocasiona riesgo de resistencia a largo plazo (Ling et al., 2024).

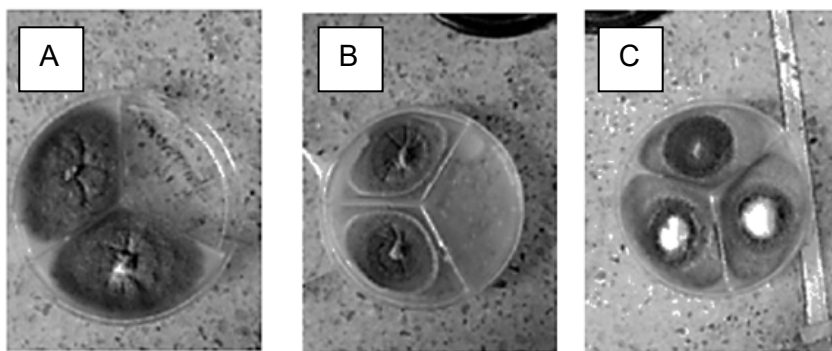


Figura 4. Efecto fungistático de COVs de *Trichoderma viride* en *Colletotrichum gloeosporioides* tras 7 días de exposición.

(A) Muestra bajo el efecto de COVs de *T. viride*, (B) Muestra bajo efecto de fungicida comercial, (C) control blanco, sin tratamiento. Se observa cambios morfológicos entre los resultados A y B frente al control. Tanto el fungicida como los COVs han inhibido la formación del micelio del hongo, evidenciando la efectividad de los COVs como sustitutos de compuestos químicos sintéticos. Tomado de: (Sinuco et al., 2017).

Trichoderma viride, *T. harzianum* y *T. koningii* producen 6-PP que presenta un papel importante en el biocontrol de fitopatógenos como *Botrytis cinerea*, *Rhizoctonia solani* y *Fusarium oxysporum* (Garnica-Vergara et al., 2015). El principal mecanismo por el que los

COVs generan efectos antifúngicos es la alteración de las estructuras de la pared celular y la membrana ocasionando fuga intracelular como consecuencia del proceso de lisis y la inducción al estrés oxidativo. Los efectos de los COVs se muestran como anomalías morfológicas tales como pérdida de la turgencia de las hifas, deposiciones vacuolares y alteraciones en las paredes celulares (Zhao et al., 2022).

La variedad de COVs de *Trichoderma* spp. descubiertos indican la variabilidad de objetivos que abarcan sus mecanismos antifúngicos. La vacuolización de las hifas señalan daños en las paredes celulares y en la membrana plasmática lo que genera daño al protoplasma y en consecuencia inviabilidad celular. Otra de las consecuencias está relacionada con la despolimerización y distorsión de las hifas, esta anomalía morfológica sugiere que existen afecciones en el citoesqueleto de tubulina (Chávez-Avilés et al., 2024).

Los COVs que forman parte de la clase de monoterpenos ocasionan en las membranas plasmáticas fugas intracelulares por el aumento de la permeabilidad, bajo esta hipótesis se ha investigado la acción del COV α -felandreno. Este compuesto podría causar daño directo a la membrana plasmática mediante la pérdida del material citoplasmático y distorsión del micelio permitiendo el ingreso de 2-pentil-furano y dimetil disulfuro en *C.acutatum*. Mientras que el dimetil disulfuro actúa frente a *Magnaporthe oryzae*, *Gibberella fujikuroi*, *Sarocladium oryzae*, *Phellinus noxius*, *Colletotrichum fructicola* y *Candida albicans*. Mediante alteraciones en la síntesis de proteínas lo que ocasiona inhibición del crecimiento. 2-pentil furano presenta actividad antifúngica contra *Monilia fructicola*, *Sclerotinia sclerotiorum* y *Fusarium oxysporum* gracias a la inhibición de síntesis de glucano. En general las afecciones que pueden observarse son la excesiva vesiculación, paredes engrosadas y membranas retraídas (Chávez-Avilés et al., 2024).

La peroxidación de los lípidos de membrana ocasiona también la fuga de electrolitos. Este proceso ocurre debido a la producción excesiva de ROS. En este mecanismo ocurre la conversión de lípidos insaturados en hidroperóxidos lipídicos polares. Las extensas alteraciones inducidas por la peroxidación resultan en la desintegración de la membrana,

reacciones en cadena de radicales libres y finalmente muerte celular (Zhao et al., 2022). En la investigación realizada por You et al. en 2022, *Botrytis cinerea* y *Fusarium oxysporum* luego de haber sido expuestos a COVs de *Trichoderma koningiopsis*, presentaron cambios morfológicos en las hifas, desde presentar hifas arrugadas y colapsadas hasta generar una menor cantidad de hifas aéreas y producción de esporas. Además, la germinación de conidias se ralentiza entre 3 a 9 horas y se suprime la elongación del tubo terminal germinal en un promedio de 3 a 12 horas. Los efectos se presentan en la figura 5 (You et al., 2022).

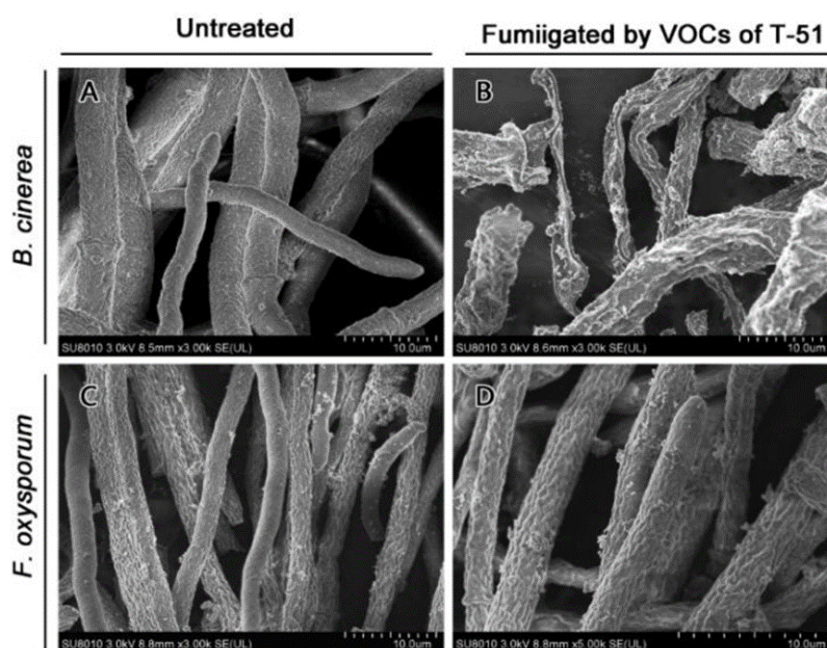


Figura 5. Efectos en hifas *F. oxysporum* y *B. cinerea* mediado por la aplicación de COVs.

Los efectos causados en la morfología de las hifas de los hongos se observan desde la reducción de desarrollo estructural de las hifas hasta destrucción completa e inhibición total de su funcionalidad. Tomado de: (You et al., 2022).

Muchos COVs desencadenan la acumulación de especies reactivas de oxígeno y estrés oxidativo en células fúngicas provocando alteraciones en el equilibrio redox que generan disfunción o muerte celular. Además, se analizan que los mecanismos de defensa antioxidante como catalasa o superóxido dismutasa usados para desintoxicar la cantidad de ROS genera estrés oxidativo que induce disfunción mitocondrial y en consecuencia una

reducción en los niveles de ATP que inhibe el crecimiento fúngico. El mecanismo de acción se ilustra en la figura 6 (Zhao et al., 2022)

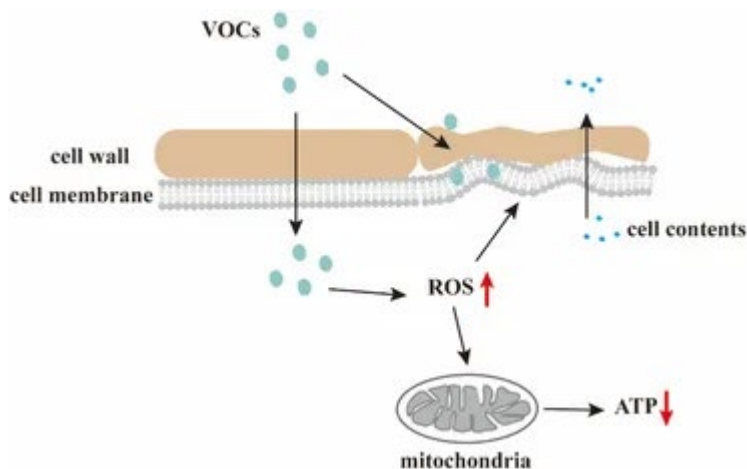


Figura 6. Mecanismo de acción de COVs en células fúngicas

La aplicación de COVs genera estrés oxidativo en células fúngicas. Dañan principalmente las paredes y membranas celulares provocando cambios morfológicos y pérdida de contenido celular. La alteración del equilibrio redox aumenta los niveles de especies reactivas de oxígeno de manera intracelular. Tomado de: (Zhao et al., 2022)

3.2 Mecanismos directos de inhibición de crecimiento y desarrollo:

Inhibición de estructuras especializadas.

Aunque los COVs son capaces de inhibir el crecimiento micelial y presentar capacidad antifúngica mediante formaciones anómalas en las hifas, estos compuestos también pueden afectar estructuras especializadas de los hongos. *Verticillium dahliae* es un fitopatógeno que es capaz de difundirse en el xilema y mediante hidrolasas degradar los tejidos de las paredes celulares. Este patógeno es capaz de formar microesclerocios como principal estructura de supervivencia, estas estructuras son capaces de sobrevivir en suelo libre de hospedadores hasta 14 años. La principal característica de estos es la melanina unida al espacio intracelular y a la pared celular lo que les permiten resistir las condiciones adversas (Wei et al., 2015). Esta capacidad está mediada por la expresión del gen VdT3HR para la capacidad de formar microesclerocios y los genes VdT4HR y VdSCD para la producción de melanina. Los COVs

de *Trichoderma koningiopsis* disminuyeron la expresión de los genes y en consecuencia se redujeron los niveles de melanina y desarrollo de microesclerocios (Kong et al., 2022).

Estas características de inhibición están acompañadas de otros mecanismos directos como en el caso de *Colletotrichum acutatum*, en el apartado 3.2 se hizo referencia a los efectos de COVs frente al crecimiento micelial, sin embargo, además de las alteraciones morfológicas también se determinó que existe un descenso en la producción de melanina haciendo que las colonias de *C. acutatum* desarrollen micelio blanco e impidiendo que los apresorios penetren de manera efectiva los tejidos vegetales dado que no existe el nivel de melanización en hifas adecuado para que esto ocurra (Chávez-Avilés et al., 2024).

3.3 Mecanismos indirectos: Señalización interespecífica e interrupción de la comunicación patógeno-hospedero

Gracias al impacto de COVs dentro del microbioma rizosférico, se conoce que muchos microorganismos median comunicaciones intra e interespecies. En los hongos, los COVs permiten mediar la adquisición de nutrientes, esporulación y germinación de esporas. Una de las principales formas de comunicación ocurre cuando coexisten de manera próxima muchas esporas. Bajo ciertas condiciones, los hongos son capaces de suprimir la germinación de esporas usando inhibidores, este efecto es conocido como el Efecto de hacinamiento o “crowding effect”. Esto ocurre con el fin de garantizar la supervivencia y proliferación. 1-octen-3-ol, tiene capacidad de control de germinación de conidios de manera reversible actuando como “hormonas” fúngicas para el control del desarrollo (Bitas et al., 2013).

El compuesto 6-PP, tiene un papel clave en la interacción planta-patógeno. Causa la inhibición del desarrollo fúngico, por ejemplo, en *Botrytis cinerea* regula de manera negativamente la expresión de los genes de virulencia en especial aquellos relacionados con la biosíntesis de botrydial (metabolito fitotóxico) y promueve el crecimiento de la planta,

además altera estructura de la raíz primaria induciendo el desarrollo de la raíz lateral (Alfiky y Weisskopf, 2021).

3.4 Mecanismos indirectos: Competencia microbiana

Muchos microorganismos presentan sus nichos ecológicos en asociación cercana a otros organismos formando así una comunidad donde los miembros de esta interactúan unos con otros. Estas interacciones principalmente son basadas en la competencia por nutrientes y espacio, aquí surgen las señales químicas como mecanismo para suprimir o eliminar otros microorganismos de la comunidad. Los COVs 1-butanol y 3-metil-acetato presentan capacidad antimicrobiana. Se ha investigado ampliamente el potencial de COVs del género *Trichoderma* para generar competencia dentro del microbioma rizosférico, entre los mecanismos se encuentran el micoparasitismo, competencia por nutrientes y la secreción de compuestos inhibitorios (Bitas et al., 2013). Los hongos sintetizan sideróforos de tipo hidroxamato, ferricromos, coprogenos y fusarininas, así *Trichoderma* spp. puede inhibir la actividad y crecimiento de patógenos mediante el agotamiento de las fuentes de hierro. (Joo y Hussein, 2022)

Aunque no presenten relación directa como señales de competencia entre otros microorganismos del suelo, los COVs de *Trichoderma* spp. Pueden favorecer el establecimiento de comunidades microbianas al desplazar los patógenos evitando su colonización y permitiendo el establecimiento competitivo de microorganismos benéficos. Al ser compuestos químicos de diversos orígenes son capaces de modificar las condiciones del ambiente rizosférico de esta manera indirectamente median la formación de un microbioma funcional alrededor de las raíces (Kanchiswamy et al., 2015; Vinale et al., 2007)

4. APLICACIONES AGRÍCOLAS DE LOS COVs DE *Trichoderma* spp. Y SUS VENTAJAS ECOLÓGICAS

Considerando la fácil adaptación y evolución de ciertos patógenos frente a las soluciones químicas aplicadas normalmente, es una de las principales preocupaciones que podrían afectar el rendimiento agrícola actual y en consecuencia desestabilizar la seguridad

alimentaria. Los pesticidas y fertilizantes de origen químico, si bien efectivos frente a las enfermedades vegetales y al impulso del rendimiento agrícola a largo plazo son fuente de afecciones drásticas al ambiente y a la salud. Actualmente, el uso de compuestos de origen biológico para el control de estas problemáticas ha ido en aumento sin embargo debido a su reducida eficiencia, costos elevados y poca investigación relacionada a su estabilidad en campo no ha permitido que estos compuestos surjan como única opción para el control de enfermedades y promoción de crecimiento (Kanchiswamy et al., 2015; Glare et al., 2012). Es así que gracias a las propiedades y capacidades que poseen los COVs de *Trichoderma* spp. en el microbioma rizosférico han permitido que sean reconocidos como una alternativa prometedora y sostenible frente al uso de agroquímicos aplicados en la agricultura (Joo y Hussein, 2022).

La principal diferencia frente a los compuestos químicos es la capacidad de acción bajo diferentes mecanismos entre ellos los inmunostimulantes, antagonistas, hormonales mejorando la capacidad vegetal, su eficiencia y la resistencia frente a patógenos. Además, el género *Trichoderma*, conocido por ser un PGPF (Hongo Promotor de Crecimiento Vegetal), presenta resistencia natural a productos químicos ampliamente usados en la agricultura. (Joo y Hussein, 2022)

4.1 COVs como agentes microbianos para el biocontrol

Los COVs de *Trichoderma* spp. como agentes de biocontrol se ha analizado bajo los mecanismos de micoparasitismo y competencia para la acción efectiva contra múltiples fitopatógenos. La principal ventaja como este tipo de agentes es su capacidad de actuar sin necesidad de contacto directo, es decir es posible obtener una reducción significativa de la incidencia de enfermedades sin afectar gravemente a la planta (Elsherbiny et al., 2020).

En ensayos in vitro, donde se compara la efectividad de acción frente a fungicidas químicos comunes como el Mancozeb o Fenhexamida cuyo índice de inhibición de enfermedad a una concentración de campo de 20 µg/ml es de <50% frente a la acción de COVs de *Trichoderma* spp. Donde, de acuerdo con la clase de COV producido puede alcanzar hasta 100% de índice de inhibición frente a patógenos como *Alternaria panax*,

Cylindrocarpon destructans y *Botrytis cinerea*. Además, en este ensayo se evaluó que el porcentaje de inhibición más bajo obtenido por COVs fue de 61,4%, consolidando a los compuestos como una alternativa costo/beneficio más adecuada frente a agroquímicos de uso frecuente en agricultura (Joo y Hussein, 2022). Los COV de *T. koningiopsis* como la azetidina, el 2-feniletanol y hexadecanoato de etilo reducen la capacidad de aparición de antracnosis en chile causada por *Colletotrichum gloeosporioides* y en la infección por *Botrytis cinerea* en plantas de *Solanum lycopersicum* (tomate) (Kong et al., 2022).

Esta capacidad de biocontrol presenta una ventaja pues hasta el momento no se detectan la generación de resistencias por los patógenos frente a estos componentes. Aunque se investiga el mecanismo de "Priming" inmunológico de los COVs, es decir la preparación de la planta frente a futuras infecciones, es posible considerar la aplicación de COVs de *Trichoderma* spp. como un potente efector de la resistencia sistémica inducida vegetal extendiendo su efecto hasta tiempo después de su aplicación directa (Pieterse et al., 2014).

4.2 Estimulación del crecimiento vegetal mediada por COVs

Además de las ventajas competitivas que ofrecen los COVs de *Trichoderma* spp. frente al control de fitopatógenos, también estimulan procesos fisiológicos que permiten la mejora de la salud y productividad de los cultivos. La investigación de la aplicación de COVs en cultivos *in vitro* ha evidenciado un incremento en la biomasa vegetal, la longitud del sistema radicular, la clorofila (Contreras-Cornejo et al., 2024).

La estimulación de crecimiento vegetal no requiere contacto directo con los microorganismos, la liberación de COVs de *Trichoderma* spp. como los sesquiterpenos isoprenoides, 6-PP y el etileno permite que exista un aumento del 72% de la biomasa (Contreras-Cornejo et al., 2024). Una biomasa aumentada puede funcionar como materia orgánica aplicada usada como abono y para mejorar la estructura del suelo, en consecuencia

permite también aumentar la productividad a nivel de cultivo (Martínez Romero y Leyva Galán, 2014).

Aunque muchos de los datos provienen de ensayos realizados bajo condiciones de laboratorio o ambientes controlados, se plantea el uso de COVs de *Trichoderma* spp. en sistemas de liberación controlada en campo abierto escalando así las ventajas que puede proporcionar para la planta. Sin embargo, el principal desafío detrás de esto es la volatilidad que presentan los componentes siendo aún necesaria la investigación en este campo (Zhao et al., 2022).

4.3 Impacto COVs en la sostenibilidad de sistemas agrícolas

La agricultura tiene un fuerte impacto ambiental puesto que se usa alrededor de un tercio del suelo global para su desarrollo, además se asocia con alrededor del 15% de emisiones globales de gases de efecto invernadero. Para el año 2050, se prevé un aumento importante en la población mundial por lo tanto, la demanda aumentará y en consecuencia se deberán desarrollar nuevas y mejores estrategias en el sector agrícola (Searchinger et al., 2019).

Por ello surge la agricultura regenerativa como un medio alternativo para la producción de alimentos con menor impacto ambiental y social. Bajo este contexto, la aplicación de COVs, en especial de *Trichoderma* spp. los cuales presentan una amplia variedad de propiedades físicas y químicas que les permiten la interacción con el ecosistema edáfico favoreciendo la restauración del suelo, mediante la inducción del crecimiento y la producción de biomasa, la biodiversidad microbiana rizosférica, mediante la modulación de las interacciones planta-COV *Trichoderma* spp-patógeno, y la resiliencia del ecosistema, mediante la aplicación de bioproductos que ocasionan menor daño ambiental y mejores resultados (Newton et al., 2020; Li et al., 2022).

4.4 Ventajas ecológicas del uso de COVs como sustitutos de agroquímicos

Los COVs de origen microbiano, principalmente de *Trichoderma* spp. constituye frente a los agroquímicos una alternativa efectiva y con reducido impacto ambiental. Principalmente su origen biológico, la capacidad que presentan de no alterar el ecosistema de manera agresiva si no promoviendo beneficios frente a patógenos vegetales y condiciones de estrés ambiental, así como la modificación de la estructura microbiana edáfica, y los efectos multifuncionales si se proyecta el uso combinado del microorganismo productor junto con los COVs (Bitas et al., 2013).

Dentro del sector agrícola, la biofumigación es también una de las estrategias efectivas que aplicar mediante el uso de COVs microbianos. Esta estrategia se refiere al control de plagas y patógenos de origen edáfico mediante la liberación en el suelo de compuestos volátiles (Perniola et al., 2014; Elsherbiny et al., 2020). Esta estrategia resulta eficiente debido a la capacidad de solubilización de COVs entre las partículas del suelo permitiendo ampliar el rango de acción frente a una formulación que requiere contacto directo (Santos et al., 2021).

Desde una perspectiva ambiental, los COVs de *Trichoderma* spp. son una solución eficiente de bajo impacto y con alto potencial que permitirá reducir la contaminación producida por agroquímicos. No generan residuos persistentes por lo que no representan un peligro inminente a la salud, además la diversidad de compuestos producidos por diferentes especies de *Trichoderma* evita el desarrollo de resistencia por parte de patógenos lo que genera beneficios ambientales que a largo plazo permitirán la sostenibilidad de la agricultura (Reghmit et al., 2023; Joo y Hussein, 2022).

CONCLUSIONES

- Los COVs de *Trichoderma* spp. son un grupo de metabolitos con gran versatilidad ecológica debido a su capacidad de inducir respuestas fisiológicas, morfológicas, moleculares en vegetales, inducir el crecimiento de fitopatógenos y modular las interacciones microbianas rizosféricas mediante señales químicas.
- La interacción planta-patógeno-COVs es una comunicación interespecífica que permite transformar el ecosistema basado en mecanismos de antagonismo e inducción de la respuesta sistémica vegetal.
- Los mecanismos de acción de COVs de *Trichoderma* spp frente a patógenos se basa en la capacidad biocida o biostática que poseen sea mediante mecanismos directos o indirectos para reducir la carga patógena en un ecosistema edáfico.
- Sus propiedades volátiles permiten una fácil difusión no solo en el suelo sino en los organismos con los que interactúa promoviendo una eficiencia alta en mecanismos como la biofumigación. Además, la interacción en bajas concentraciones permite obtener mejores resultados con menor necesidad de tratamientos invasivos y contaminantes.
- Aunque la mayoría de los estudios han sido efectuados bajo condiciones de laboratorio, los avances biotecnológicos podrían permitir la formulación y adopción de los sistemas de uso de COVs fúngicos en condiciones de campo abierto, siendo así una estrategia de innovación en el sector agrícola.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abdenaceur, R., Farida, B., y Fatma, S. (2024). Volatile organic compounds activities of *Trichoderma* species isolated from olive grove soil against the wilt pathogen, *Verticillium dahliae*. *European Journal of Plant Pathology*. <https://doi.org/10.1007/s10658-024-02839-8>
- Aguirre, N., Barnes, C., Ordóñez, M., y Ruales, J. (2020). Food and Nutrition Security in Ecuador. *CHALLENGES AND OPPORTUNITIES FOR FOOD AND NUTRITION SECURITY IN THE AMERICAS: THE VIEW OF THE ACADEMIES OF SCIENCES*. <https://ianas.org/wp-content/uploads/2020/07/Ecuador.pdf>
- Alfiky, A., y Weisskopf, L. (2021). Deciphering *Trichoderma*–Plant–Pathogen interactions for better development of biocontrol applications. *Journal of Fungi*, 7(1), 61. <https://doi.org/10.3390/jof7010061>
- Alonso-Ramírez, A., Poveda, J., Martín, I., Hermosa, R., Monte, E., y Nicolás, C. (2014). Salicylic acid prevents *Trichoderma harzianum* from entering the vascular system of roots. *Molecular Plant Pathology*, 15(8), 823–831. <https://doi.org/10.1111/mpp.12141>
- Bitas, V., Kim, H., Bennett, J. W., y Kang, S. (2013). Sniffing on Microbes: Diverse roles of microbial volatile organic compounds in plant health. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 26(8), 835–843. <https://doi.org/10.1094/mpmi-10-12-0249-cr>
- Brotman, Y., Landau, U., Cuadros-Inostroza, Á., Takayuki, T., Fernie, A. R., Chet, I., Viterbo, A., y Willmitzer, L. (2013). *Trichoderma*-Plant root colonization: escaping early plant defense responses and activation of the antioxidant machinery for saline stress tolerance. *PLoS Pathogens*, 9(3), e1003221. <https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1003221>
- Bonini, P., Roupael, Y., Miras-Moreno, B., Lee, B., Cardarelli, M., Erice, G., Cirino, V., Lucini, L., y Colla, G. (2020). A Microbial-Based biostimulant enhances sweet pepper performance by metabolic reprogramming of phytohormone profile and secondary metabolism. *Frontiers in Plant Science*, 11. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.567388>

- Cale, J. A., Collignon, R. M., Klutsch, J. G., Kanekar, S. S., Hussain, A., y Erbilgin, N. (2016). Fungal volatiles can act as carbon sources and semiochemicals to mediate interspecific interactions among bark Beetle-Associated fungal symbionts. *PLoS ONE*, *11*(9), e0162197. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0162197>
- Chávez-Avilés, M. N., García-Álvarez, M., Ávila-Oviedo, J. L., Hernández-Hernández, I., Bautista-Ortega, P. I., y Macías-Rodríguez, L. I. (2024). Volatile Organic Compounds Produced by *Trichoderma asperellum* with Antifungal Properties against *Colletotrichum acutatum*. *Microorganisms*, *12*(10), 2007. <https://doi.org/10.3390/microorganisms12102007>
- Chelladurai, K., Sujatha, N., y Valli, L. N. (2023). Fungal infection in plant leaves-A Review. *E3S Web of Conferences*, *399*, 02010. <https://doi.org/10.1051/e3sconf/202339902010>
- Choudhary, D. K., Prakash, A., y Johri, B. N. (2007). Induced systemic resistance (ISR) in plants: mechanism of action. *Indian Journal of Microbiology*, *47*(4), 289–297. <https://doi.org/10.1007/s12088-007-0054-2>
- Contreras-Cornejo, H. A., Macías-Rodríguez, L., Del-Val, E., y Larsen, J. (2016). Ecological functions of *Trichoderma* spp. and their secondary metabolites in the rhizosphere: interactions with plants. *FEMS Microbiology Ecology*, *92*(4), fiw036. <https://doi.org/10.1093/femsec/fiw036>
- Contreras-Cornejo, H. A., Schmoll, M., Esquivel-Ayala, B. A., González-Esquivel, C. E., Rocha-Ramírez, V., y Larsen, J. (2024). Mechanisms for plant growth promotion activated by *Trichoderma* in natural and managed terrestrial ecosystem. *Microbiological Research*, *281*, 127621. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2024.127621>
- Cornejo-Ríos, K., Del Pilar Osorno-Suárez, M., Hernández-León, S., Reyes-Santamaría, M. I., Juárez-Díaz, J. A., Pérez-España, V. H., Peláez-Acero, A., Madariaga-Navarrete, A., y Saucedo-García, M. (2021). Impact of *Trichoderma asperellum* on Chilling and Drought Stress in Tomato (*Solanum lycopersicum*). *Horticulturae*, *7*(10), 385. <https://doi.org/10.3390/horticulturae7100385>

- Elsherbiny, E. A., Amin, B. H., Aleem, B., Kingsley, K. L., y Bennett, J. W. (2020). Trichoderma Volatile Organic Compounds as a Biofumigation Tool against Late Blight Pathogen *Phytophthora infestans* in Postharvest Potato Tubers. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 68(31), 8163–8171. <https://doi.org/10.1021/acs.jafc.0c03150>
- Fialho, M. B., De Andrade, A., Bonatto, J. M. C., Salvato, F., Labate, C. A., y Pascholati, S. F. (2015). Proteomic response of the phytopathogen *Phyllosticta citricarpa* to antimicrobial volatile organic compounds from *Saccharomyces cerevisiae*. *Microbiological Research*, 183, 1–7. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2015.11.002>
- Fincheira, P., y Quiroz, A. (2018). Microbial volatiles as plant growth inducers. *Microbiological Research*, 208, 63–75. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2018.01.002>
- Gálvez, A. (2021). *Importancia de la agricultura para el desarrollo de las comunidades rurales de la parroquia Malvas del cantón Zaruma* [Tesis de Grado, Universidad Politécnica Salesiana]. <https://dspace.ups.edu.ec/bitstream/123456789/21495/1/UPS-CT009461.pdf>
- Fincheira, P., Quiroz, A., Tortella, G., Diez, M. C., y Rubilar, O. (2021). Current advances in plant-microbe communication via volatile organic compounds as an innovative strategy to improve plant growth. *Microbiological Research*, 247, 126726. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2021.126726>
- Garnica-Vergara, A., Barrera-Ortiz, S., Muñoz-Parra, E., Raya-González, J., Méndez-Bravo, A., Macías-Rodríguez, L., Ruiz-Herrera, L. F., y López-Bucio, J. (2015). The volatile 6-pentyl-2H-pyran-2-one from *Trichoderma atroviride* regulates *Arabidopsis thaliana* root morphogenesis via auxin signaling and ETHYLENE INSENSITIVE 2 functioning. *New Phytologist*, 209(4), 1496–1512. <https://doi.org/10.1111/nph.13725>
- Grupo Banco Mundial. (2024). *Agricultura y alimentos*. World Bank. <https://www.bancomundial.org/es/topic/agriculture/overview>
- Gualtieri, L., Monti, M. M., Mele, F., Russo, A., Pedata, P. A., y Ruocco, M. (2022). Volatile Organic compound (VOC) profiles of different trichoderma species and their potential application. *Journal of Fungi*, 8(10), 989. <https://doi.org/10.3390/jof8100989>

- Guo, Y., Ghirardo, A., Weber, B., Schnitzler, J., Benz, J. P., y Rosenkranz, M. (2019). Trichoderma Species Differ in Their Volatile Profiles and in Antagonism Toward Ectomycorrhiza Laccaria bicolor. *Frontiers in Microbiology*, 10. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.00891>
- Guzmán-Guzmán, P., Kumar, A., De Los Santos-Villalobos, S., Parra-Cota, F. I., Del Carmen Orozco-Mosqueda, M., Fadji, A. E., Hyder, S., Babalola, O. O., y Santoyo, G. (2023). Trichoderma Species: Our Best fungal allies in the Biocontrol of Plant Diseases—A Review. *Plants*, 12(3), 432. <https://doi.org/10.3390/plants12030432>
- Hidalgo. (2017). *La situación actual de la sustitución de insumos agroquímicos por productos biológicos como estrategia en la producción agrícola: el sector florícola ecuatoriano* [Tesis de maestría, Universidad Andina Simón Bolívar]. <https://repositorio.uasb.edu.ec/handle/10644/6095>
- Hou, J., Li, X., Tang, Y., Hou, B., y Chen, F. (2025). The impact of environmental regulation on pesticide use in China. *Agriculture*, 15(8), 825. <https://doi.org/10.3390/agriculture15080825>
- Hung, R., Lee, S., y Bennett, J. W. (2015). Fungal volatile organic compounds and their role in ecosystems. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 99(8), 3395–3405. <https://doi.org/10.1007/s00253-015-6494-4>
- INTAGRI. 2017. La Inducción de Defensa en las Plantas a través de Elicitores. Serie Fitosanidad Núm. 92. Artículos Técnicos de INTAGRI. México. 6 p. Recuperado de <https://www.intagri.com/articulos/fitosanidad/la-induccion-de-defensa-en-las-plantas-a-traves-de-elicitores>
- Insam, H., y Seewald, M. S. A. (2010). Volatile organic compounds (VOCs) in soils. *Biology and Fertility of Soils*, 46(3), 199–213. <https://doi.org/10.1007/s00374-010-0442-3>
- Jalali, F., Zafari, D., y Salari, H. (2017). Volatile organic compounds of some Trichoderma spp. increase growth and induce salt tolerance in Arabidopsis thaliana. *Fungal Ecology*, 29, 67–75. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2017.06.007>

- Joo, J. H., y Hussein, K. A. (2022). Biological Control and Plant Growth Promotion Properties of Volatile Organic Compound-Producing Antagonistic Trichoderma spp. *Frontiers in Plant Science*, 13. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.897668>
- Kaddes, A., Fauconnier, M., Sassi, K., Nasraoui, B., y Jijakli, M. (2019). Endophytic fungal Volatile Compounds as solution for sustainable agriculture. *Molecules*, 24(6), 1065. <https://doi.org/10.3390/molecules24061065>
- Kanchiswamy, C. N., Malnoy, M., y Maffei, M. E. (2015). Chemical diversity of microbial volatiles and their potential for plant growth and productivity. *Frontiers in Plant Science*, 6. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00151>
- Kong, W., Ni, H., Wang, W., y Wu, X. (2022). Antifungal effects of volatile organic compounds produced by Trichoderma koningiopsis T2 against Verticillium dahliae. *Frontiers in Microbiology*, 13. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.1013468>
- Kottb, M., Gigolashvili, T., Großkinsky, D. K., y Piechulla, B. (2015). Trichoderma volatiles effecting Arabidopsis: from inhibition to protection against phytopathogenic fungi. *Frontiers in Microbiology*, 6. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2015.00995>
- Kubiak, A., Wolna-Maruwka, A., Pilarska, A. A., Niewiadomska, A., y Piotrowska-Cyplik, A. (2023). Fungi of the Trichoderma Genus: Future Perspectives of Benefits in Sustainable agriculture. *Applied Sciences*, 13(11), 6434. <https://doi.org/10.3390/app13116434>
- Lee, S., Yap, M., Behringer, G., Hung, R., y Bennett, J. W. (2016). Volatile organic compounds emitted by Trichoderma species mediate plant growth. *Fungal Biology and Biotechnology*, 3(1). <https://doi.org/10.1186/s40694-016-0025-7>
- Ling, L., Feng, L., Li, Y., Yue, R., Wang, Y., y Zhou, Y. (2024). Endophytic fungi volatile organic compounds as crucial biocontrol agents used for controlling fruit and vegetable postharvest diseases. *Journal of Fungi*, 10(5), 332. <https://doi.org/10.3390/jof10050332>

- Martínez Romero, A., y Leyva Galán, A. (2014). LA BIOMASA DE LOS CULTIVOS EN EL AGROECOSISTEMA. SUS BENEFICIOS AGROECOLÓGICOS. *Cultivos Tropicales*, 35(1), 11-20.
- Metwally, R. A., y Soliman, S. A. (2023). Alleviation of the adverse effects of NaCl stress on tomato seedlings (*Solanum lycopersicum* L.) by *Trichoderma viride* through the antioxidative defense system. *Botanical Studies*, 64(1). <https://doi.org/10.1186/s40529-023-00368-x>
- Newton, P., Civita, N., Frankel-Goldwater, L., Bartel, K., y Johns, C. (2020). What is regenerative agriculture? A review of scholar and practitioner definitions based on processes and outcomes. *Frontiers in Sustainable Food Systems*, 4. <https://doi.org/10.3389/fsufs.2020.577723>
- Nicolopoulou-Stamati, P., Maipas, S., Kotampasi, C., Stamatis, P., y Hens, L. (2016). Chemical pesticides and human health: The urgent need for a new concept in agriculture. *Frontiers in Public Health*, 4. <https://doi.org/10.3389/fpubh.2016.00148>
- Peñuelas, J., Asensio, D., Tholl, D., Wenke, K., Rosenkranz, M., Piechulla, B., y Schnitzler, J. (2014). Biogenic volatile emissions from the soil. *Plant Cell y Environment*, 37(8), 1866–1891. <https://doi.org/10.1111/pce.12340>
- Perniola, O. S., Staltari, S., Chorzempa, S. E., Mónica, A. G. M., y Del Carmen Molina, M. (2014, October 1). *Control biológico de Fusarium graminearum: utilización de Trichoderma spp. y biofumigación con parte aérea de Brassica juncea*. <https://ri.conicet.gov.ar/handle/11336/33015>
- 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(1), 347–375. <https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-082712-102340>
- Ramírez, S. (2019). *Compuestos orgánicos volátiles de Trichoderma spp. con actividad biocontroladora sobre el patógeno Fusarium oxysporum f. sp. lycopersici y el insecto plaga Trialeurodes vaporariorum en plantas de tomate* [Tesis de Maestría, Universidad

Nacional de Colombia].

<https://repositorio.unal.edu.co/bitstream/handle/unal/77894/1090400777.2020.pdf?sequence=1&isAllowed=y>

- Raza, A.; S. F. (2020). *Leveraging food systems to reduce poverty and malnutrition*.
<https://openknowledge.fao.org/items/efa8d549-b3ee-4771-9a95-c43596a0bd81>
- Reghmit, A., Benzina-Tihar, F., y Sahir-Halouane, F. (2023). Biomolecules produced by trichoderma species as Eco-Friendly alternative suppressing phytopathogens and biofertilizer enhancing plant growth. In *IntechOpen eBooks*.
<https://doi.org/10.5772/intechopen.112028>
- Searchinger, T., Waite, R., Hanson, C., Ranganathan, J., Dumas, P., Matthews, E. y Klirs, C. (2019). Creando un futuro alimentario sostenible: Un menú de soluciones para alimentar a casi 10 000 millones de personas para 2050. Informe final. Recuperado de https://agritrop.cirad.fr/593176/1/WRR_Food_Full_Report_0.pdf
- Senizza, B., Araniti, F., Lewin, S., Wende, S., Kolb, S., y Lucini, L. (2023). Trichoderma spp.-mediated mitigation of heat, drought, and their combination on the Arabidopsis thaliana holobiont: a metabolomics and metabarcoding approach. *Frontiers in Plant Science*, 14. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1190304>
- Shabani, E., Ansari, N. A., Fayeizadeh, M. R., y Caser, M. (2024). Can Trichoderma harzianum be used to enhance the yield and nutrient uptake of Lactuca sativa cv “Lollo Rosso” in floating systems? *Food Science y Nutrition*, 12(7), 4800–4809.
<https://doi.org/10.1002/fsn3.4127>
- Schalchli, H., Tortella, G. R., Rubilar, O., Parra, L., Hormazabal, E., y Quiroz, A. (2014). Fungal volatiles: an environmentally friendly tool to control pathogenic microorganisms in plants. *Critical Reviews in Biotechnology*, 36(1), 144–152.
<https://doi.org/10.3109/07388551.2014.946466>
- Schulz-Bohm, K., Martín-Sánchez, L., y Garbeva, P. (2017). Microbial Volatiles: Small Molecules with an Important Role in Intra- and Inter-Kingdom Interactions. *Frontiers in Microbiology*, 8. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.02484>

- Vela, P., Pineda, J., y Duarte, A. (2020). Biocontroladores: una alternativa para el agro. *Revista Biorrefinería*. <https://www.cebaecuador.org/wp-content/uploads/2021/03/Biorrefinería-03-2020-5-16.pdf>
- Sinuco, D. C., Pérez, A. C., y Moreno, N. (2017). *Evaluación de la actividad fungicida e identificación de compuestos orgánicos volátiles liberados por Trichoderma viride*. <https://www.redalyc.org/journal/776/77652900008/html/>
- Srikamwang, C., Onsa, N. E., Sunanta, P., Sangta, J., Chanway, C. P., Thanakkasaranee, S., y Sommano, S. R. (2023). Role of microbial volatile organic compounds in promoting plant growth and disease resistance in horticultural production. *Plant Signaling y Behavior*, 18(1). <https://doi.org/10.1080/15592324.2023.2227440>
- Vinale, F., Sivasithamparam, K., Ghisalberti, E. L., Marra, R., Woo, S. L., y Lorito, M. (2007). Trichoderma–plant–pathogen interactions. *Soil Biology and Biochemistry*, 40(1), 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2007.07.002>
- Wei, F., Shang, W., Yang, J., Hu, X., y Xu, X. (2015). Spatial Pattern of Verticillium dahliae Microsclerotia and Cotton Plants with Wilt Symptoms in Commercial Plantations. *PLoS ONE*, 10(7), e0132812. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0132812>
- Weisskopf, L., Schulz, S., y Garbeva, P. (2021). Microbial volatile organic compounds in intra-kingdom and inter-kingdom interactions. *Nature Reviews Microbiology*, 19(6), 391–404. <https://doi.org/10.1038/s41579-020-00508-1>
- You, J., Li, G., Li, C., Zhu, L., Yang, H., Song, R., y Gu, W. (2022). Biological Control and Plant Growth Promotion by Volatile Organic Compounds of Trichoderma koningiopsis T-51. *Journal of Fungi*, 8(2), 131. <https://doi.org/10.3390/jof8020131>
- Yu, C., y Luo, X. (2020). Trichoderma koningiopsis controls Fusarium oxysporum causing damping-off in Pinus massoniana seedlings by regulating active oxygen metabolism, osmotic potential, and the rhizosphere microbiome. *Biological Control*, 150, 104352. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2020.104352>
- Zhang, L., Yan, C., Guo, Q., Zhang, J., y Ruiz-Menjivar, J. (2018a). The impact of agricultural chemical inputs on environment: global evidence from informetrics analysis and

visualization. *International Journal of Low-Carbon Technologies*.
<https://doi.org/10.1093/ijlct/cty039>

- Zhang, F., Wang, Y., Liu, C., Chen, F., Ge, H., Tian, F., Yang, T., Ma, K., y Zhang, Y. (2018b). *Trichoderma harzianum* mitigates salt stress in cucumber via multiple responses. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 170, 436–445.
<https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2018.11.084>
- Zhang, S., Gan, Y., y Xu, B. (2019). Mechanisms of the IAA and ACC-deaminase producing strain of *Trichoderma longibrachiatum* T6 in enhancing wheat seedling tolerance to NaCl stress. *BMC Plant Biology*, 19(1). <https://doi.org/10.1186/s12870-018-1618-5>
- Zhao, X., Zhou, J., Tian, R., y Liu, Y. (2022). Microbial volatile organic compounds: Antifungal mechanisms, applications, and challenges. *Frontiers in Microbiology*, 13.
<https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.922450>
- Zhao, X., Zhou, J., Tian, R., y Liu, Y. (2022). Microbial volatile organic compounds: Antifungal mechanisms, applications, and challenges. *Frontiers in Microbiology*, 13.
<https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.922450>