

# Funciones biológicas de los compuestos orgánicos volátiles de hongos

Melissa Adriana Mendoza Vázquez, Mauro Manuel Martínez Pacheco, José López Bucio, Elda Beltrán Peña✉

Instituto de Investigaciones Químico-Biológicas, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, C.P. 58030 Morelia, Michoacán, México.

## Resumen

Los organismos pueden comunicarse a través de compuestos orgánicos volátiles (COVs), los cuales al ser percibidos generan una respuesta fisiológica. Los COVs son moléculas de bajo peso molecular, que se encuentran en forma de vapor a presión y temperatura ambiente y se sintetizan a través de múltiples rutas metabólicas. A los COVs se le han atribuido diversas funciones en los ecosistemas, en eucariontes para encontrar parejas o responder a condiciones desfavorables y entre bacterias funcionan como moléculas inductoras de la expresión génica. Los hongos han colonizado prácticamente toda clase de hábitats y sus moléculas pueden ser percibidas para alejar a depredadores, incluso algunos poseen actividad bactericida o antifúngica. Recientemente, el interés en el estudio de sus volátiles se ha incrementado, debido a su efecto promotor del crecimiento en múltiples especies vegetales, lo cual los hace candidatos para un posible uso biotecnológico en la agricultura e industria, y con ello, disminuir el uso de agroquímicos y pesticidas.

**Palabras clave:** Hongos, volátiles, crecimiento vegetal, bioestimulación.

## Abstract

Organisms from microbes to animals and plants, can communicate through volatile organic compounds (VOCs), which are perceived and generate a physiological response. These molecules have low molecular weight, evaporate under pressure and room temperature, and are synthesized through multiple biosynthetic pathways. VOCs have been assigned various functions in ecosystems, from molecules inducing gene expression in bacteria, to find out sexual partners in eukaryotes. Fungi, being highly versatile organisms, have colonized practically all kinds of habitats. Fungal VOCs present diverse functions in the ecosystems, such as competence, protection against predators or can have bactericidal or antifungal activity. Recently, the study of fungal VOCs has gained increasing interest because their plant growth promoting effects, which makes them candidates for biotechnological use in agriculture and industry and thus avoid the use of synthetic chemicals in crops.

**Keywords:** Fungi, volatiles, plant growth, biostimulation.

## Introducción

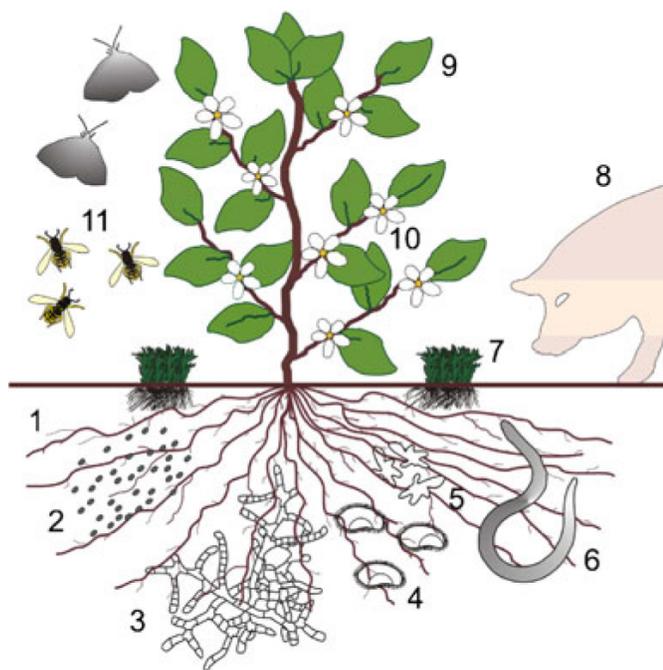
Los organismos procariontes y eucariontes han coexistido por millones de años en la tierra, por lo que se han establecido múltiples tipos de relaciones que pueden ser benéficas o perjudiciales. Las interacciones y la comunicación entre los seres vivos son importantes para entender el funcionamiento de los ecosistemas (Schmidt *et al.*, 2017). Una forma de comunicación entre organismos es a través de la emisión de metabolitos que pueden ser percibidos y generar una respuesta en otro organismo. Esta comunicación puede suceder entre organismos de la misma o diferente especie e involucra diversos tipos de moléculas principalmente los metabolitos secundarios (infoquímicos) (Hughes y Sperandio, 2008). Estos infoquímicos comprenden un grupo diverso sintetizado por bacterias, hongos, algas, plantas y animales. En un principio, la mayor parte de estos compuestos se consideraron productos de desecho resultantes del metabolismo y como el organismo productor podía crecer en ausencia de ellos, éstos se clasificaron como no esenciales, al menos en términos de supervivencia a corto plazo. Con el paso del tiempo se ha propuesto que la mutación de los genes involucrados en el metabolismo secundario, generó un grupo distinto de nuevas vías metabólicas que por selección natural perduraron y de las cuales se han obtenido moléculas con características benéficas. Por esta razón, el metabolismo secundario ahora se considera una parte integral del funcionamiento del

organismo; el cual se apoya en el metabolismo primario para abastecer el requerimiento de enzimas, energía, sustratos y la maquinaria celular que contribuye en la supervivencia a largo plazo (Roze *et al.*, 2011). A estos infoquímicos, por sus propiedades se les distingue en volátiles y no volátiles.

Los COVs son un grupo químicamente diverso de moléculas orgánicas, generalmente de un peso molecular de 50-200 Daltones, que a 20 °C tienen una alta presión de vapor igual o mayor a 0.01 kPa, por lo que se convierten fácilmente en vapor. Diversos compuestos volátiles se encuentran en la naturaleza, *e.g.* los de origen natural y los producidos como resultado de actividades antropogénicas (Rowan, 2011). Los COVs más conocidos se usan en solventes químicos y en otros compuestos industriales asociados a la vida moderna, tales como pinturas, productos de limpieza, combustibles derivados del petróleo, adhesivos, soluciones fotográficas, etc. Los organismos emiten numerosos compuestos volátiles de manera natural, como son los alcanos, alquenos, carbonilos, alcoholes, ésteres, terpenos (Zaragoza Camacho, 2014). Los COVs pueden difundirse rápidamente en la atmósfera, poros del suelo, líquidos y dentro de los sistemas biológicos, y así, pueden funcionar a distancia como moléculas de señalización. Los COVs funcionan de forma similar a las hormonas o mimetizan la acción de éstas en actividades como la búsqueda de comida, atracción de pareja, en la competencia, predación o en la invasión de hábitats (**Figura 1**) (Rowan, 2011; Kanchiswamy *et al.*, 2015). Numerosos factores controlan la liberación de COVs de diferentes fuentes biogénicas entre los que se incluyen: el tamaño de la población de la especie productora, el

✉ Dra. Elda Beltrán Peña, [eldabelt@umich.mx](mailto:eldabelt@umich.mx)

Instituto de Investigaciones Químico-Biológicas, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Edificio B3, CP 58030 Morelia, Michoacán, México.



**Figura 1. Representación esquemática de la comunicación química entre organismos involucrados en la interacción por compuestos orgánicos volátiles sobre y debajo de la tierra.** (1) raíz de la planta, (2) bacterias, (3) hongos, (4) ciliados, (5) amebas, (6) nemátodos, (7) musgos, (8) animales, (9) hojas de las plantas, (10) flores de las plantas, (11) insectos. Effmert *et al.*, 2012.

sustrato, la temperatura, la radiación, la asociación con otros organismos, los tipos de ecosistema y el clima en general (Bennett *et al.*, 2012).

### Los compuestos orgánicos volátiles como moléculas de señalización

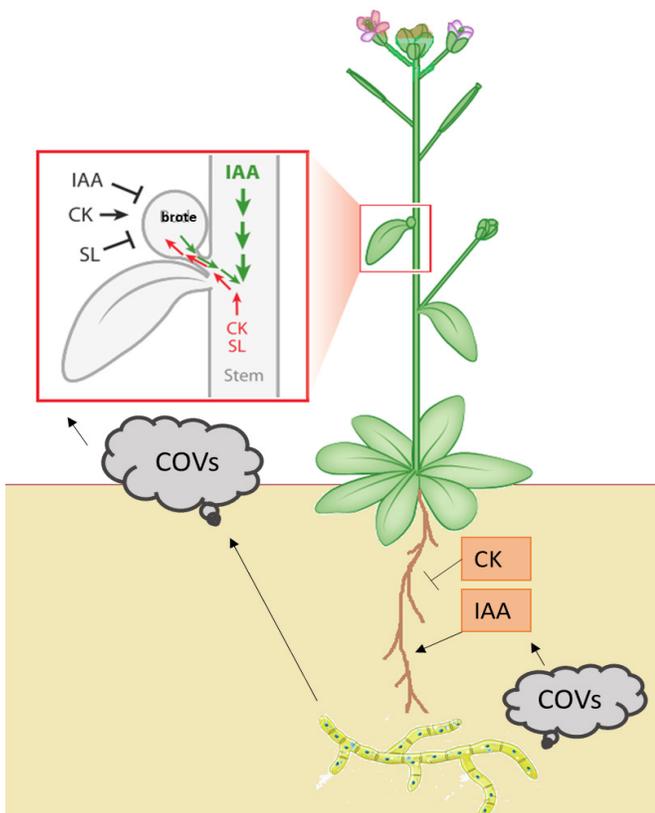
La función esencial de los COVs en la comunicación con otros organismos se ha admitido por más de 30 años. Sin embargo, sus funciones ecológicas han sido mayormente estudiadas en las interacciones planta-planta y planta-insecto (Schmidt *et al.*, 2017). Para los humanos y diversas especies animales, los COVs son importantes como aromas, por ejemplo, en la apreciación de la comida que en conjunto con las sales, azúcares, ácidos orgánicos y otros compuestos afecta a los receptores del sabor. En las plantas, los COVs contribuyen a la atracción de insectos para polinizar las flores y advierten que los frutos están maduros y listos para dispersar las semillas (Kaiser, 2006). Las plantas emiten volátiles en la raíz, las hojas, las flores y los frutos; utilizan estos compuestos internamente como un sistema de señalización de defensa y para modular la resistencia sistémica adquirida (RSA o SAR, por sus siglas en inglés) (Fig. 2), asimismo, para evitar enfermedades y para disminuir el estrés oxidativo y por calor. Entre los compuestos producidos por la planta mejor estudiados, se encuentran los isoprenoides, en particular los monoterpenos que proveen olores como el limoneno (cítrico), mentol (mentolado) y el

pineno (resinoso) (Fig. 3) (Bennett *et al.*, 2012). Los COVs vegetales incluyen fitohormonas como el etileno, el metil salicilato y los jasmonatos, los cuales son importantes en la comunicación con las plantas vecinas en presencia de herbívoros. Los volátiles vegetales también están involucrados en tritróficas, interacciones que involucran a tres organismos, donde la acción de insectos alimentándose de plantas permite la liberación de volátiles que atraen a predadores de los insectos. La producción de COVs en sistemas vivos muestra interacciones complejas y dinámicas con el ambiente como las respuestas en lapsos de tiempo cortos y largos a la luz, al estrés, a la polinización o depredación (Rowan, 2011).

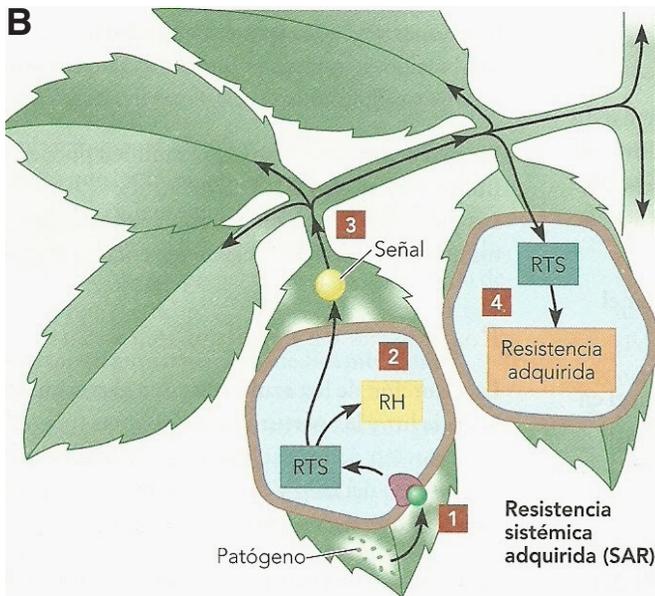
La diversidad de bacterias y hongos es paralela a la heterogeneidad de hábitats y diversos nichos ecológicos que colonizan exitosamente (Effmert *et al.*, 2012). Para los microorganismos, los COVs están involucrados en el antagonismo, el mutualismo, la regulación de procesos celulares, el desarrollo intra e inter especies y la modificación del ambiente que los rodea (Bitas *et al.*, 2013). De los COVs producidos por bacterias, se ha reportado que pueden tener diversos efectos en la comunicación célula-célula y en el proceso de modulación de la expresión génica dependiente de la densidad poblacional, también conocido como quorum-sensing. Por ejemplo, el compuesto dimetilhexadecilamina (DMHA) de *Arthrobacter agilis* controla el crecimiento bacteriano y es un modulador de la morfogénesis de *Medicago sativa* (Velázquez-Becerra *et al.*, 2011). De la misma manera, la mezcla de COVs bacterianos puede inhibir o promover el crecimiento de otros organismos de su vecindad. Algunos ejemplos son los COVs producidos por especies de *Bacillus*, *Rhizobium* y *Azospirillum*, donde dicha mezcla modifica la morfología de la raíz de *Arabidopsis thaliana*. Estos actúan como fitohormonas o compuestos que mimetizan la acción de éstas y alteran el balance de auxinas, citocininas y etileno (Ping y Boland, 2004, Farag *et al.*, 2006; Gutiérrez-Luna *et al.*, 2010; Pérez-Flores *et al.*, 2017).

La emisión de COVs bacterianos también modifica el crecimiento de otros organismos. La fungistasis que es la inhibición del crecimiento, esporulación o germinación de esporas de hongos, pero no la muerte, se describió en los años 50's. Desde entonces, múltiples COVs bacterianos se han reportado que influyen en la germinación y crecimiento micelial, lo que ha conducido a la búsqueda de cepas bacterianas que inhiban el crecimiento de varios fitopatógenos (Effmert *et al.*, 2012). Los COVs de las especies de *Stenotrophomonas*, *Serratia*, *Pseudomonas* y *Bacillus* inhiben el crecimiento de *Aspergillus niger*, *Fusarium culmorum*, *Paecilomyces carneus*, *Phoma betae* y *Phoma eupyrena* (Vespermann *et al.*, 2007; Kai *et al.*, 2009). *Arthrobacter agilis* UMCV2 produce COVs que inhiben el crecimiento del hongo *Botrytis cinerea* y del

A



B



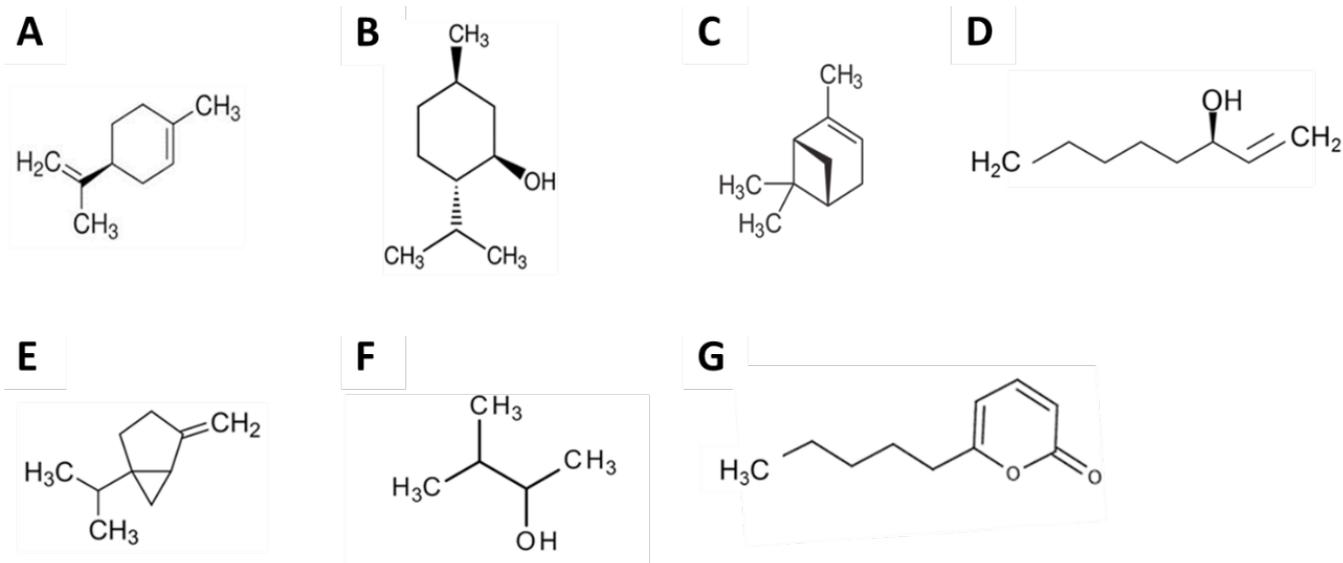
**Figura 2. Modelos de inducción.** **A.** Los compuestos orgánicos volátiles de hongos estimulan la producción y redistribución del ácido indolacético (IAA) en las raíces y las citocininas (CK) en la parte aérea. Modificado de Vanstraelen y Benková, 2012. **B.** Modelo de Resistencia Sistémica Adquirida (SAR). (1) La unión de un patógeno a la membrana plasmática indica una ruta de transducción de señales (RTS). (2) La RTS causa una respuesta hipersensible (RH), que elimina las células vegetales infectadas. Antes de morir, éstas liberan moléculas antimicrobianas. (3) Las células que mueren liberan moléculas de señalización, que son transportadas por toda la planta. (4) En las células sanas del vegetal, las moléculas de señalización inducen una RTS que produce moléculas antimicrobianas, las cuales evitan una mayor infección. Modificado de Nabors, 2005.

oomiceto *Phytophthora cinnamomi*, y de los hongos benéficos *Trichoderma virens* y *Trichoderma atroviride* (Velázquez-Becerra *et al.*, 2013). *Bacillus atrophaeus* CAB-1 presenta actividad inhibitoria del crecimiento de *B. cinerea* y *Sphaerotheca fuliginea* a través de sus COVs en concierto con lipopéptidos (Zhang *et al.*, 2013). Los olores asociados con varios COVs microbianos no isoprenoides son ampliamente conocidos, por ejemplo, el olor a tierra, a comida podrida, el olor corporal de las personas y el de la humedad de los sótanos (Bennett *et al.*, 2012).

### Compuestos orgánicos volátiles fúngicos

Al igual que las bacterias, los hongos emiten COVs, el estudio de éstos surgió por la similitud en la estructura y función con las emisiones bacterianas. Una de las primeras revisiones destacadas sobre volátiles fúngicos se enfocó en el estudio de un compuesto inorgánico, el dióxido de carbono (Bennett *et al.*, 2012). Desde entonces y debido a la modernización y nuevas técnicas y metodologías actualmente se conocen aproximadamente 300 COVs fúngicos, que incluyen (en orden descendente por abundancia) alcoholes, benzenoides, aldehídos, alcanos, ácidos, ésteres terpenoides y cetonas. Sin embargo, es un número pequeño de COVs si se considera que se han identificado alrededor de 1700 COVs florales (Li *et al.*, 2016). Aunque, numerosos compuestos naturales se han descrito, se espera descubrir una cantidad mucho más abundante de éstos. La suposición deriva de que solo se ha caracterizado un número pequeño de microorganismos y también por el desarrollo de nuevas metodologías de identificación, como la secuenciación genómica (Brakhage y Schroeckh, 2011). Algunos hongos como *Pleurotus ostreatus*, además de su importancia alimenticia, presenta actividad antimicrobiana contra diversas cepas bacterianas debido a la mezcla de los COVs emitidos (Beltrán-García *et al.*, 1997). También, la propiedad bactericida de los COVs se ha observado con *Muscodor spp* y *Trichoderma spp*, además de presentar efectos antifúngicos y antinematódicos contra diversas especies (Mitchell *et al.*, 2010; Singh *et al.*, 2011; Zhang *et al.*, 2014).

Una característica interesante de los COVs es el aroma que le confiere a las trufas (*Tuber spp.*) de las cuales los cuerpos fructíferos son comestibles, y con un gran valor económico como *Tuber magnatum* y *Tuber melanosporum*. El aroma de las trufas es único y complejo en la composición de sus volátiles (Vita *et al.*, 2015). Por ejemplo, los COVs azufrados (S-COVs) como el dimetil mono-, di- y tri-sulfuro o más complejos como 2-metil-4,5-dihidrotiofeno (Splivallo *et al.*, 2011). Los COVs de varias especies de *Tuber* presentan un efecto inhibitorio en el crecimiento de *Arabidopsis thaliana* y en algunos casos inducen el blanqueamiento de las semillas, lo que indica toxicidad (Splivallo *et al.*, 2007). La producción de biocombustibles a partir de COVs de diferentes



**Figura 3. Estructura química de algunos compuestos orgánicos volátiles vegetales y fúngicos representativos. A)** limoneno, **B)** mentol, **C)** pineno, **D)** 1-octen-3-ol, **E)** sabineno, **F)** 3-metil-butanol y **G)** 6-pentil- $\alpha$ -pirona.

microrganismos se ha desarrollado para la reducción de la emisión de contaminantes al medio. *Phomopsis* sp. es una especie que produce sabineno, 3-metil-1-butanol (**Fig. 3**), 1-propanol, 2-metil y benzenetanol, lo cual representa un uso biotecnológico alternativo de estos organismos (Singh *et al.*, 2011). Uno de los COVs comúnmente reportados en los hongos, tanto macroscópicos como microscópicos es el 1-octen-3-ol (**Fig. 3**), el cual le confiere el olor característico a “hongo” (Bennett *et al.*, 2012). A este compuesto, se le han atribuido efectos positivos en la formación de esporas y en la germinación de ciertos hongos y bacterias (Li *et al.*, 2016). También, un efecto inhibitorio del 1-octen-3-ol se ha reportado contra *B. cinerea* y *Fusarium oxysporum* y una actividad insecticida contra *Tribolium castaneum*, plaga en la industria alimenticia (Zhao *et al.*, 2011) y *Sitophilus zeamais*, insecto que causa daños importantes durante el almacenaje del maíz (Herrera *et al.*, 2015). En la interacción de la bacteria *Serratia plymuthica* y el hongo *Fusarium culmorum* mediante COVs fúngicos, el resultado analizado por proteómica y transcriptómica fue que la bacteria responde con cambios en la expresión de genes y proteínas relacionadas con la motilidad, transducción de señales, metabolismo energético, la biogénesis de la envoltura celular y la producción de metabolitos secundarios. Además, la bacteria en respuesta a los COVs fúngicos sintetiza a un terpeno inusual llamado sudorifeno. La interpretación es que dichos compuestos no son desechos metabólicos, sino que representan moléculas importantes en la comunicación a larga distancia entre los hongos y las bacterias y este efecto se puede extrapolar a otros organismos (Schmidt *et al.*, 2017).

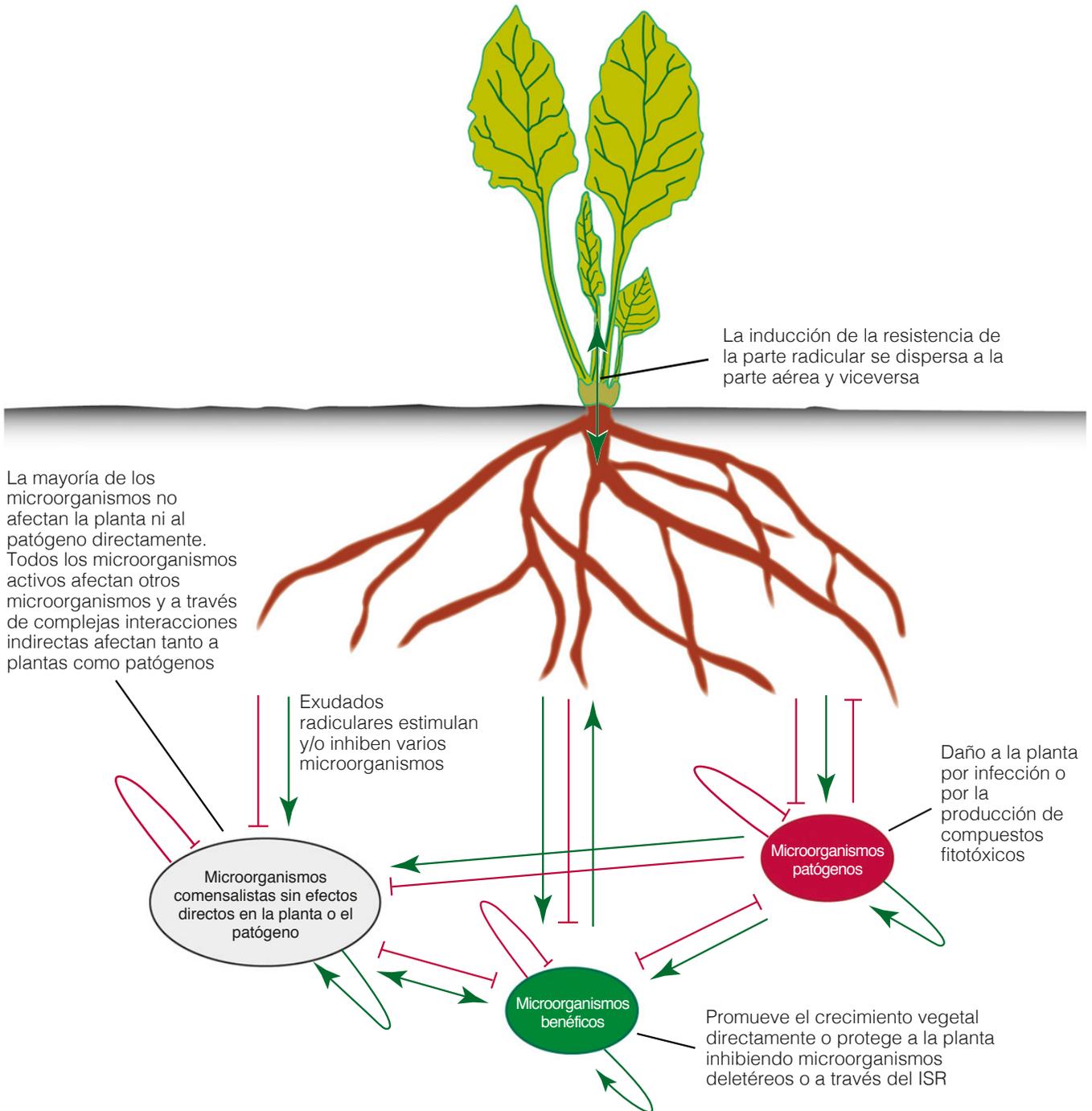
### Los compuestos orgánicos volátiles fúngicos promueven el crecimiento vegetal

El suelo es uno de los hábitats de los hongos y las bacterias, donde existen asociaciones tanto en la superficie como dentro de él o, con las raíces vegetales o con material orgánico derivado de plantas y animales (Effmert *et al.*, 2012). Los hongos han evolucionado para formar asociaciones benéficas con las plantas para asegurar su sano desarrollo (Evangelisti *et al.*, 2014), pudiendo así promover el crecimiento vegetal al estimular la germinación de las semillas, proveer resistencia a estrés, mejorar la toma de nutrientes del suelo y optimizar rutas metabólicas de la planta (Casarrubia *et al.*, 2016). *Cladosporium cladosporioides*, comúnmente utilizado para biocontrol y *Phoma* sp. producen una mezcla de compuestos que promueven el crecimiento del tabaco (Paul y Park, 2013). Los compuestos responsables de la estimulación del desarrollo vegetal forman parte de mezclas de COVs y algunos se han podido aislar e identificar bioquímicamente, por ejemplo el  $\beta$ -cariofileno de *F. oxysporum* estimula el crecimiento de la lechuga (Minerdi *et al.*, 2011). El (-)-tujopseno de *Laccaria bicolor* (Ditengou *et al.*, 2015) o la 6-pentil- $\alpha$ -pirona (**Figura 3**) de *Trichoderma atroviride* (Garnica-Vergara *et al.*, 2015) mejoran el crecimiento de *Arabidopsis*.

Por otra parte, la mezcla de volátiles de los hongos *Cochliobolus sativus*, *Fusarium culmorum* y *Muscodora yucatanensis* inhiben el crecimiento del amaranto y del tomate, en tanto que el 2-etilhexanal, 1-octen-3-ona, 3-metilbutanal y 1-octen-3-ol inhiben el crecimiento de *Arabidopsis* (Li *et al.*, 2016). Las plantas son capaces de influenciar la composición y activación de su microbioma rizosférico a través de la exudación de compuestos que estimulan o inhiben el crecimiento de otros organismos.

Viceversa, los microorganismos son capaces de afectar a la planta tanto por compuestos volátiles como por exudados difusibles (Fig. 4) (Berendsen *et al.*, 2012). Los COVs fúngicos promueven el crecimiento debido a los cambios inducidos en la morfología radicular; específicamente a través de la formación de raíces laterales. Algunas veces inhiben el crecimiento de la raíz principal produciendo cambios en toda la planta, lo que permite una mayor área de absorción y anclaje de la raíz a

través de la producción de raíces laterales. Las hormonas implicadas en estas alteraciones morfogénicas son las auxinas, las moléculas de señalización fundamentales en la regulación de múltiples procesos del crecimiento y del desarrollo (Weijers y Wagner, 2016). Por ejemplo, la 6-pentil- $\alpha$ -pirona (Fig. 3) de *Trichoderma atroviride* modula de manera dosis dependiente la expresión de los transportadores de auxinas PINs, lo que favorece una redistribución y mayor concentración de las auxinas



**Figura 4. Interacciones en la rizósfera entre microorganismos y la planta.** Las plantas son capaces de modificar la composición y la activación de su rizósfera a través de compuestos químicos que estimulan (flechas verdes) o inhiben (flechas rojas) el crecimiento de otros microorganismos. Al contrario, un amplio rango de microorganismos son capaces de afectar la homeostasis de la planta. Modificado de Berendsen *et al.*, 2012.

en el meristemo radicular, lo que explica los cambios en la arquitectura radicular de las plantas (Garnica-Vergara *et al.*, 2015).

### Aplicación de los compuestos orgánicos volátiles fúngicos en la agricultura

Todos los cultivos económicamente importantes son afectados por diversos organismos patógenos, por lo que los COVs fúngicos pueden ser de utilidad como estrategia de biocontrol para evitar el crecimiento y propagación del patógeno en la planta (Castañeda-Urbe, 2014). El género *Trichoderma* es uno de los hongos filamentosos ampliamente estudiados con numerosas aplicaciones en la agricultura, industria y el ambiente. Este género incluye especies que naturalmente se asocian con las raíces de las plantas y son considerados hongos benéficos y versátiles que tienen la capacidad de reducir enfermedades y promover el crecimiento vegetal al estimular entre otros factores la resistencia sistémica inducida, la antibiosis, el aumento en la eficiencia nutricional y la prevención del micoparasitismo (Garnica-Vergara *et al.*, 2015; López-Bucio *et al.*, 2015; Lee *et al.*, 2016). Por lo antes mencionado, el interés para su uso biotecnológico se ha incrementado en la agricultura y la industria (Minerdi *et al.*, 2009). Otros hongos con actividad para el control biológico y de importancia en la agricultura son *Muscodora* spp., *Talaromyces* spp., y *Rhodosporidium* spp. (Castañeda-Urbe, 2014). Diversos metabolitos secundarios producidos por hongos se usan como agentes de biocontrol e incluyen enzimas líticas, oligosacáridos y el ácido cianhídrico. Sin embargo, los COVs emitidos también son efectivos como agentes de biocontrol, al presentar un efecto antifúngico, por ejemplo, *Trichoderma* inhibe el crecimiento de *R. solani* y en experimentos *in vivo* e *in vitro* el 5-pentil-2-furaldehído de *Oxysporus latemarginatus*, detiene el crecimiento de *Botrytis cinerea*, *Rhizoctonia solani*, y especies de *Alternaria*, *Colletotrichum* y de *Fusarium*.

Los COVs fúngicos tienen un uso potencial también contra nemátodos del suelo que se consideran como plagas, por ejemplo, la mezcla sintética de compuestos volátiles que mimetiza los COVs emitidos por *Muscodora albus* y reduce eficientemente la población de *Meloidogyne incognita*. El compuesto "trichodermin", aislado de la cepa *Trichoderma* YMF1-02647, fue capaz de provocar hasta el 95% de mortalidad de los nematodos *Caenorhabditis elegans* y *Panagrellus redivivus*. Además se ha estudiado su efecto contra ciertos insectos, por ejemplo, *M. albus* produce diversos COVs que causan más del 80% de la mortalidad de *Phthorimaea operculella* (Lepidoptera), una polilla que causa plagas en la papa. Además, los COVs fúngicos pueden aplicarse en el control de patógenos en bosques y no solo en cultivos, ya que se reportaron dos sesquiterpenos producidos por un hongo endófito de *Picea rubens*, los cuales mostraron una alta toxicidad

contra la lombriz patógena *Choristoneura fumiferana* (Schalchli, *et al.*, 2014).

Los COVs fúngicos pueden ser utilizados en tratamientos integrados donde el potencial químico de un compuesto natural coopera con la capacidad biocida de otras moléculas. Por ejemplo, la fumigación con ozono, combinado con los COVs de *Muscodora albus*, se propone como una alternativa para controlar la podredumbre gris de la uva de mesa producida por *B. cinerea* (Gabler *et al.*, 2010). El uso de los compuestos volátiles se ha reportado en campo abierto, el 3-pentano y 2-butanona inducen la resistencia en plantas de *Cucumis sativus* L. contra la bacteria patógena *Pseudomonas syringae* y el áfido *Myzus persicae*. Estos compuestos indujeron la emisión de compuestos volátiles de la planta, llamados GLVs (Green Leaf Volatiles) que atrajeron a un enemigo natural de los áfidos, la mariquita *Coccinella septempunctata*, lo cual indica que los compuestos volátiles pueden inducir indirectamente las defensas de la planta (Song y Ryu, 2013). Los COVs fúngicos son una herramienta fascinante para combatir los patógenos vegetales, son una alternativa al uso tradicional de plaguicidas. Sin embargo, su uso es únicamente parcial debido a la demanda tan alta de alimentos alrededor del mundo, por lo cual es importante realizar investigaciones más amplias en el diseño de herramientas que permitan implementar de manera integrada estos compuestos en estrategias eficaces.

### Conclusiones

Los COVs fúngicos constituyen un grupo muy diverso de moléculas bioactivas que llevan a cabo funciones ecológicas como moléculas de señalización intra e inter especies. El conocimiento de su naturaleza y rutas de síntesis es de utilidad tecnológica para entender las relaciones de comunicación entre los organismos a corta y larga distancia y aplicarlas tanto en el control de patógenos y plagas, como con la finalidad de reducir el consumo de compuestos químicos sintéticos y la emisión de contaminantes al ambiente.

### Agradecimientos

Los autores agradecen a la UMSNH por las facilidades para desarrollar este trabajo.

### Bibliografía

- Beltrán-García M, Estarrón-Espinosa M, Ogura T** (1997) Volatile compounds secreted by the oyster mushroom (*Pleurotus ostreatus*) and their antibacterial activities. *J Agric Food Chem.* 45: 4049–4052.
- Bennett J, Hung R, Lee S, Padhi S** (2012) Fungal and bacterial volatile organic compounds: an overview and their role as ecological signaling agents. P. 373–393. En *Fungal Associations* (B. Hock Ed.). Springer-Verlag. Berlin, Heidelberg.
- Berendsen R, Pieterse C, Bakker P** (2012) The rhizosphere

- microbiome and plant health. *Trends Plant Sci.* 17:478-486.
- Bitas V, Kim H-S, Bennett J, Kang S** (2013) Sniffing on microbes: diverse roles of microbial volatile organic compounds in plant health. *Mol Plant Microbe In.* 26: 835–843.
- Brakhage A, Schroeckh V** (2011) Fungal secondary metabolites - Strategies to activate silent gene clusters. *Fungal Genet Biol.* 48: 15–22.
- Casarrubia S, Sapienza S, Fritz H, Daghino S, Rosenkranz M, Schnitzler J, Martin F, Perotto S, Martino E** (2016) Ecologically different fungi affect *Arabidopsis* development: contribution of soluble and volatile compounds. *PLoS One*, 11: 1-23.
- Castañeda-Urbe R** (2014) Determinación química de compuestos orgánicos volátiles de *Pseudofusicoccum stromaticum*. *Tesis de maestría*. Instituto de Investigaciones Químico Biológicas, Univ. Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Michoacán, México. 37 p.
- Ditengou FA, Müller A, Rosenkranz M, Felten J, Lasok H, Miloradovic van Doorn M, Legué V, Palme K, Schnitzer J, Polle A** (2015) Volatile signalling by sesquiterpenes from ectomycorrhizal fungi reprogrammes root architecture. *Nat Commun.* 6(6279): 1-9.
- Effmert U, Kalderás J, Warnke R, Piechulla B** (2012) Volatile mediated interactions between bacteria and fungi in the soil. *J Chem Ecol.* 38: 665–703.
- Evangelisti E, Rey T, Schornack, S** (2014) Cross-interference of plant development and plant-microbe interactions. *Curr Opin Plant Biol.* 20:118–126.
- Farag M, Ryu C, Sumner L, Paré P** (2006) GC-MS SPME profiling of rhizobacterial volatiles reveals prospective inducers of growth promotion and induced systemic resistance in plants. *Phytochemistry*, 67: 2262–2268.
- Gabler F, Mercier J, Jiménez J, Smilanick J** (2010) Integration of continuous biofumigation with *Muscodor albus* with pre-cooling fumigation with ozone or sulfur dioxide to control postharvest gray mold of table grapes. *Postharvest Biol Tec.* 55:78-84.
- Garnica-Vergara A, Barrera-Ortiz S, Muñoz-Parra E, Raya-González J, Méndez-Bravo A, Macías-Rodríguez L, Ruiz-Herrera L, López-Bucio J** (2015) The volatile 6-pentyl-2 H -pyran-2-one from *Trichoderma atroviride* regulates *Arabidopsis thaliana* root morphogenesis via auxin signaling and *ETHYLENE INSENSITIVE 2* functioning. *New Phytol.* 209:1496-1512.
- Gutiérrez-Luna F, López-Bucio J, Altamirano-Hernández J, Valencia-Cantero E, Reyes de la Cruz H, Macías-Rodríguez L** (2010) Plant growth-promoting rhizobacteria modulate root-system architecture in *Arabidopsis thaliana* through volatile organic compound emission. *Symbiosis* 51: 75–83.
- Herrera J, Pizzolitto R, Zunino M, Dambolena J, Zygadlo J** (2015) Effect of fungal volatile organic compounds on a fungus and an insect that damage stored maize. *J Stored Prod Res.* 62: 74–80.
- Hughes D, Sperandio V** (2008) Inter-kingdom signalling: communication between bacteria and their hosts. *Nat Rev Microbiol.* 6: 111–120.
- Kai M, Haustein M, Molina F, Petri A, Scholz B, Piechulla B** (2009) Bacterial volatiles and their action potential. *Appl Microbiol Biot.* 81: 1001–1012.
- Kaiser R** (2006) Flowers and fungi use scents to mimic each other. *Science* 311: 806–808.
- Kanchiswamy C, Malnoy M, Maffei M** (2015) Bioprospecting bacterial and fungal volatiles for sustainable agricultura. *Trends Plant Sci* 20: 206-211
- Kanchiswamy C, Malnoy M, Maffei M** (2015) Chemical diversity of microbial volatiles and their potential for plant growth and productivity. *Front Plant Sci.* 6: 1-23.
- Lee S, Yap M, Behringer G, Hung R, Bennett J** (2016) Volatile organic compounds emitted by *Trichoderma* species mediate plant growth. *Fungal Biol Biotechnol.* 3: 1-7.
- Li N, Alfiky A, Vaughan M, y Kang S** (2016) Stop and smell the fungi: fungal volatile metabolites are overlooked signals involved in fungal interaction with plants. *Fungal Biol Rev.* 30: 134–144.
- López-Bucio J, Pelagio-Flores R, Herrera-Estrella A** (2015) *Trichoderma* as biostimulant: exploiting the multilevel properties of a plant beneficial fungus. *Scientia Horticulturae* 196: 109-123.
- Minerdi D, Bossi S, Gullino M, Garibaldi A** (2009) Volatile organic compounds: a potential direct long-distance mechanism for antagonistic action of *Fusarium oxysporum* strain MSA 35. *Environ Microbiol.* 11: 844–854.
- Minerdi D, Bossi S, Maffei M, Gullino M, Garibaldi A** (2011) *Fusarium oxysporum* and its bacterial consortium promote lettuce growth and expansin A5 gene expression through microbial volatile organic compound (MVOC) emission. *FEMS Microbiol Ecol.* 76: 342–351.
- Mitchell A, Strobel G, Moore E, Robison R, Sears J** (2010) Volatile antimicrobials from *Muscodor crispans*, a novel endophytic fungus. *Microbiol.* 156: 270–277.
- Nabors M** (2005) *Introducción a la Botánica*. Ed. ADDISON-WESLEY. 744 pp.
- Paul D, Park K** (2013) Identification of volatiles produced by *Cladosporium cladosporioides* CL-1, a fungal biocontrol agent that promotes plant growth. *Sensors* 13: 13969–13977.
- Pérez-Flores P, Valencia-Cantero E, Altamirano-Hernández J, Pelagio-Flores R, López-Bucio J, García-Juárez P, Macías-Rodríguez L** (2017) *Bacillus methylotrophicus* M4-96 isolated from maize (*Zea mays*) rhizoplane increases growth and auxin content in *Arabidopsis thaliana* via emission of volatiles. *Protoplasma.* 254(6): 2201-2213.
- Ping L, Boland W** (2004) Signals from the underground: bacterial volatiles promote growth in *Arabidopsis*. *Trends Plant Sci.* 9:263–266.
- Rowan D** (2011) Volatile metabolites. *Metabolites.* 1: 41–63.
- Roze L, Chanda A, Linz J** (2011) Compartmentalization and molecular traffic in secondary metabolism: A new understanding of established cellular processes. *Fungal Genet Biol.* 48: 35–48.
- Schalchli H, Tortella G, Rubilar O, Parra L, Hormazabal E, Quiroz A** (2014) Fungal volatiles: an environmentally friendly tool to control pathogenic microorganisms in plants. *Crit Rev Biotechnol. Early online:* 1-9.
- Schmidt R, de Jager V, Zühlke D, Wolff C, Bernhardt J,**

- Cankar K, Beekwilder J, van Ijcken W, Sleutels F, Boer W, Riedel K, Garbeva P** (2017) Fungal volatile compounds induce production of the secondary metabolite Sodorifen in *Serratia plymuthica* PRI-2C. *Sci Rep-UK*, 7(862): 1-14.
- Singh S, Strobel G, Knighton B, Geary B, Sears J, Ezra D** (2011) An endophytic *Phomopsis* sp. possessing bioactivity and fuel potential with its volatile organic compounds. *Microb Ecol*. 61: 729–739.
- Song G, Ryu C** (2013) Two volatile organic compounds trigger plant self-defense against a bacterial pathogen and a sucking insect in cucumber under open field conditions. *Int J Mol Sci*. 14: 9803-9819.
- Splivallo R, Novero M, Berteza C, Bossi S, Bonfante P** (2007) Truffle volatiles inhibit growth and induce an oxidative burst in *Arabidopsis thaliana*. *New Phytol*. 175: 417–424.
- Splivallo R, Ottonello S, Mello A, Karlovsky P** (2011) Truffle volatiles: From chemical ecology to aroma biosynthesis. *New Phytol*. 189: 688–699.
- Vanstraelen M, Benková E** (2012) Hormonal interactions in the regulation of plant development. *Annu Rev Cell Dev Biol*. 28: 463-87.
- Velázquez-Becerra C, Macías-Rodríguez L, López-Bucio J, Altamirano-Hernández J, Flores-Cortez I, Valencia-Cantero E** (2011) A volatile organic compound analysis from *Arthrobacter agilis* identifies dimethylhexadecylamine, an amino-containing lipid modulating bacterial growth and *Medicago sativa* morphogenesis in vitro. *Plant Soil* 339: 329–340.
- Velázquez-Becerra C, Macías-Rodríguez L, López-Bucio J, Flores-Cortez I, Santoyo G, Hernández-Soberano C, Valencia-Cantero E** (2013) The rhizobacterium *Arthrobacter agilis* produces dimethylhexadecylamine, a compound that inhibits growth of phytopathogenic fungi in vitro. *Protoplasma* 250: 1251–1262.
- Vespermann A, Kai M, Piechulla B** (2007) Rhizobacterial volatiles affect the growth of fungi and *Arabidopsis thaliana*. *Appl Environ Microb*. 73: 5639–5641.
- Vita F, Taiti C, Pompeiano A, Bazihizina N, Lucarotti V, Mancuso S, Alpi A** (2015) Volatile organic compounds in truffle (*Tuber magnatum* Pico): comparison of samples from different regions of Italy and from different seasons. *Sci Rep-UK*. 5(12629): 1-14.
- Weijers D, Wagner D** (2016) Transcriptional responses to the auxin hormone. *Annu rev Plant Biol*. 67: 21.1-21.36.
- Zaragoza-Camacho** (2014) Determinación química de compuestos orgánicos volátiles de *Epicoccum nigrum*. *Tesis de maestría. Instituto de Investigaciones Químico Biológicas, Univ. Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Michoacán, México*. 43 pp.
- Zhang F, Yang X, Ran W, Shen Q** (2014) *Fusarium oxysporum* induces the production of proteins and volatile organic compounds by *Trichoderma harzianum* T-E5. *FEMS Microbiol Lett*. 359: 116–123.
- Zhang X, Li B, Wang Y, Guo Q, Lu X, Li S, Ma P** (2013) Lipopeptides, a novel protein, and volatile compounds contribute to the antifungal activity of the biocontrol agent *Bacillus atropheus* CAB-1. *App Microbiol Biot*. 97: 9525–9534.
- Zhao L, Yang X, Li X, Mu W, Liu F** (2011) Antifungal, insecticidal and herbicidal properties of volatile components from *Paenibacillus polymyxa* strain BMP-11. *Agric Sci China* 10: 728–736.