Universidad Nacional Mayor de San Marcos
Universidad del Perú. Decana de América
Facultad de Ciencias Biológicas
Escuela Profesional de Microbiología y Parasitología

Aislamiento y caracterización de endófitos de *Caesalpinia spinosa* del distrito Iguaín-Ayacucho con potencial promotor de crecimiento vegetal y su evaluación en *Zea mays* frente a un ambiente con estrés hídrico

TESIS

Para optar el Título Profesional de Bióloga Microbióloga Parasitóloga

AUTOR
Valerie Carol SANTILLANA PILCO

ASESOR
Nora Yessenia VERA OBANDO
Jorge LEÓN QUISPE (coasesor)

Lima, Perú

2026



Reconocimiento - No Comercial - Compartir Igual - Sin restricciones adicionales

https://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/4.0/

Usted puede distribuir, remezclar, retocar, y crear a partir del documento original de modo no comercial, siempre y cuando se dé crédito al autor del documento y se licencien las nuevas creaciones bajo las mismas condiciones. No se permite aplicar términos legales o medidas tecnológicas que restrinjan legalmente a otros a hacer cualquier cosa que permita esta licencia.

Referencia bibliográfica

Santillana, V. (2026). *Aislamiento y caracterización de endófitos de Caesalpinia spinosa del distrito Iguaín-Ayacucho con potencial promotor de crecimiento vegetal y su evaluación en Zea mays frente a un ambiente con estrés hídrico*. [Tesis de pregrado, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Facultad de Ciencias Biológicas, Escuela Profesional de Microbiología y Parasitología]. Repositorio institucional Cybertesis UNMSM.

Metadatos complementarios

Datos de autor	
Nombres y apellidos	Valerie Carol Santillana Pilco
Tipo de documento de identidad	DNI
Número de documento de identidad	72559407
URL de ORCID	https://orcid.org/0009-0004-5874-6355
Datos de asesor	
Nombres y apellidos	Nora Yessenia Vera Obando
Tipo de documento de identidad	DNI
Número de documento de identidad	41851323
URL de ORCID	https://orcid.org/0000-0001-5691-0829
Datos de coasesor	
Nombres y apellidos	Jorge León Quispe
Tipo de documento de identidad	DNI
Número de documento de identidad	06451156
URL de ORCID	https://orcid.org/0000-0001-5865-5374
Datos del jurado	
Presidente del jurado	
Nombres y apellidos	Mario Alcarraz Curi
Tipo de documento	DNI
Número de documento de identidad	31159746
Miembro del jurado 1	
Nombres y apellidos	Bernabe Salomon Luis Alaya
Tipo de documento	DNI
Número de documento de identidad	45503882
Miembro del jurado 2	
Nombres y apellidos	Juan Atilio Jiménez Chunga

Tipo de documento	DNI
Número de documento de identidad	06281952
Datos de investigación	
Línea de investigación	No aplica.
Grupo de investigación	No aplica.
Agencia de financiamiento	Sin financiamiento.
Ubicación geográfica de la investigación	Edificio: Laboratorio 127 - Facultad de Ciencias Biológicas -Universidad Nacional Mayor de San Marcos País: Perú Departamento: Lima Provincia: Lima Distrito: Cercado de Lima Calle: Germán Amezaga 375 Latitud: -12.059689388919 Longitud: -77.08211374385
Año o rango de años en que se realizó la investigación	Enero 2025 – Noviembre 2026
URL de disciplinas OCDE	Biotecnología agrícola https://purl.org/pe-repo/ocde/ford#4.04.01 Otros temas de biología https://purl.org/pe-repo/ocde/ford#1.06.16

Universidad Nacional Mayor de San Marcos
(Universidad del Perú, Decana de América)

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

ACTA DE SESIÓN PARA OPTAR AL TÍTULO PROFESIONAL DE BIÓLOGA MICROBIÓLOGA PARASITÓLOGA

(MODALIDAD: SUSTENTACIÓN PRESENCIAL DE TESIS)

Siendo las 12:03 horas del 02 de noviembre del 2026, en el Salón de Grados de la Facultad de Ciencias Biológicas y en presencia del jurado formado por los profesores que suscriben, se dio inicio a la sesión para optar al **Título Profesional de Bióloga Microbióloga Parasitóloga** de **VALERIE CAROL SANTILLANA PILCO.**

Luego de dar lectura y conformidad al expediente **N.º UNMSM-20260106259,** la titulando expuso su tesis: **AISLAMIENTO Y CARACTERIZACIÓN DE ENDÓFITOS DE *Caesalpinia spinosa* DEL DISTRITO IGUAÍN-AYACUCHO CON POTENCIAL PROMOTOR DE CRECIMIENTO VEGETAL Y SU EVALUACIÓN EN *Zea mays* FRENTE A UN AMBIENTE CON ESTRÉS HÍDRICO**, y el Jurado efectuó las preguntas del caso calificando la exposición con la nota 19 calificado: Aprobado con maximos honores.

Finalmente, el expediente será enviado a la Escuela Profesional de Microbiología y Parasitología, y al Consejo de Facultad para que se apruebe otorgar el **Título Profesional de Bióloga Microbióloga Parasitóloga** de **VALERIE CAROL SANTILLANA PILCO** y se eleva lo actuado al Rectorado para conferir el respectivo título conforme a ley.

Siendo las 13:10 horas se levantó la sesión.

Ciudad Universitaria, 02 de noviembre de 2026.

MARIO ALCARRAZ CURI
PRESIDENTE

NORA YESSENIA VERA OBANDO
ASESORA

JUAN ATILIO JIMENEZ CHUNGA
MIEMBRO

BERNABE SALOMON LUIS ALAYA
MIEMBRO

UNIVERSIDAD NACIONAL MAYOR DE SAN MARCOS
Universidad del Perú, Decana de América

Anexo 1

CERTIFICADO DE SIMILITUD

Yo, **Nora Yessenia Vera Obando** en mi condición de asesora acreditada mediante Dictamen de la EPMP N° 000027-2026-EPMP-FCB/UNMSM de la tesis, cuyo título es **"Aislamiento y caracterización de endófitos de *Caesalpinia spinosa* del distrito Iguaín-Ayacucho con potencial promotor de crecimiento vegetal y su evaluación en *Zea mays* frente a un ambiente con estrés hídrico"**, presentado por la bachiller **VALERIE CAROL SANTILLANA PILCO** para optar el título profesional de Bióloga Microbióloga Parasitóloga,

CERTIFICO que se ha cumplido con lo establecido en la Directiva de Originalidad y de Similitud de Trabajos Académicos, de Investigación y Producción Intelectual. Según la revisión, análisis y evaluación mediante la plataforma PIDS, el documento evaluado cuenta con el 4 % de similitud, nivel PERMITIDO para continuar con los trámites correspondientes y para su **publicación en el repositorio institucional.**

Se emite el presente certificado en cumplimiento de lo establecido en las normas vigentes, como uno de los requisitos para la obtención del título profesional de Bióloga Microbióloga Parasitóloga.

Lima, 07 de octubre de 2026

Firma de la Asesora _____

Nombres y Apellidos de la Asesora: Nora Yessenia Vera Obando

DNI: 41851323

La vigencia del presente certificado corresponde a un período de noventa (90) días desde la fecha de su emisión; siempre que no haya observaciones en el texto durante el proceso de revisión por el jurado informante o surja alguna contingencia.

To “The Circle”
I am passing through your kingdom
on my way to everything.

Agradecimientos

En primer lugar, expreso mi profundo agradecimiento a mi tío, Amador Santillana, por abrirme las puertas de su casa "Macachacra" para la recolección de muestras. A Martín, por acompañarme en la búsqueda de los árboles de tara en las distintas parcelas —un recorrido extenso y exigente— y por su apoyo en las maniobras necesarias para la obtención de las muestras.

A la *Mg. Sc.* Nora Yessenia Vera Obando, por su constante apoyo, orientación y escucha atenta ante las diversas inquietudes académicas; por brindarme la libertad de plantear y desarrollar este trabajo, y, sobre todo, por su estima y confianza, que han sido fundamentales en mi formación y en el fortalecimiento de mi desarrollo como investigadora.

A mi coasesor, Dr. Jorge León Quispe, por facilitarme el uso de su laboratorio para la realización de los ensayos finales, los cuales fueron cruciales para la culminación de esta investigación, así como por sus valiosas sugerencias para su mejor desarrollo.

A mis revisores, Dr. Juan Jiménez, Dr. Luis Bernabé y Dr. Mario Alcarras, por sus recomendaciones, observaciones y buenos deseos, que contribuyeron a enriquecer este trabajo

A los amigos del Laboratorio de Fitopatología y Microbiología Agrícola, en especial a Miriam Rosmery Hanco Chero y Marco Antonio Mory Zacarias, por sus consejos y apoyo en las labores de laboratorio. Al Laboratorio de Ecología Microbiana, especialmente a Paula Alejandra Malaga Espichan, por abrirme sus puertas durante los ensayos realizados en ese espacio y por su disposición para orientarme en un entorno nuevo, haciéndolo siempre acogedor. Además, al Laboratorio de Calidad de Alimentos a Favio Cisneros Vargas, por su apoyo técnico.

A Sonia Pilco Jara y Claude Santillana Pilco "Lieblich", quienes me acompañaron desde el inicio de esta etapa académica, apoyándome en mis estudios, en el viaje para la recolección de muestras e incluso en la adquisición de reactivos y materiales esenciales para esta investigación. Gracias por animarme a continuar, aun frente a los desafíos.

A mi parabatai, Silvia Alexandra Malasquez Solis con quien he mantenido una amistad-hermandad inquebrantable a lo largo del tiempo. Gracias por escuchar mis divagaciones científicas, por ayudarme a sobrellevar los momentos difíciles con tus ocurrencias y por nuestros debates literarios, cinematográficos y filosóficos, o simplemente por el silencio compartido mientras ambas dibujamos.

A mis hijos perrunos, Maya y Manchas, quienes, aunque no lean estas líneas, han sido fuente constante de alegría durante todo este proceso.

Finalmente, a todas las personas que creyeron y creen en mí, y a quienes, de una u otra forma, me brindaron su aprecio y apoyo.

ÍNDICE

1. Introducción 1

2. Marco teórico 2

2.1. Generalidades de los microorganismos endófitos 2

2.1.1. Clasificación de los microorganismos endófitos 3

2.1.2. Mecanismo de colonización endofítica 5

2.1.3. Relaciones simbióticas planta-endófito 6

2.2. Papel ecológico de los microorganismos endófitos 8

2.2.1. Promoción del crecimiento vegetal 8

2.2.2. Tolerancia al estrés hídrico y/u osmótico 11

2.2.3. Protección frente a patógenos 12

2.2.4. Producción de metabolitos secundarios 13

2.3. Generalidades de *Caesalpinia spinosa* 14

2.3.1. Distribución geográfica 15

2.3.2. Importancia económica 15

2.3.3. Reforestación con *C. spinosa* en zonas semidesérticas 16

2.4. Generalidades de *Zea mays* 17

2.4.1. Distribución geográfica 18

2.4.2. Importancia económica y alimentaria 18

2.5 Antecedentes 19

2.5.1. Microorganismos asociados a *Caesalpinia spinosa* 20

2.5.2. Estudios del uso de endófitos de plantas medicinales en el mundo 20

2.5.3. Uso de los endófitos como PGP frente al estrés hídrico en cultivos 21

3. Hipótesis 22

4. Objetivos 22

5. Materiales y métodos 23

5.1 Área de estudio 23

5.2 Diseño de estudio 24

5.3 Población y muestreo 24

5.4 Aislamiento de bacterias endófitas 26

5.5 Ensayo de la fijación de nitrógeno 27

5.6 Ensayo de solubilización de fosfato 27

5.7 Ensayo de solubilización de potasio 28

5.8 Capacidad de producción de amoníaco 28

5.9 Tolerancia al estrés hídrico simulado a nivel *in vitro* 29

5.10 Actividad antagonista de las bacterias endófitas 31

5.11 Efecto de las bacterias endófitas seleccionadas sobre la germinación, crecimiento y vigor de *Z. mays* en condiciones de estrés hídrico simulado inducido por PEG-6000… 32

5.12 Análisis estadístico 34

6. Resultados 36

7. Discusión 61

8. Conclusiones 80

9. Recomendaciones 81

10. Referencias bibliográficas 82

Anexos 107

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Puntos de muestreo y las características de cada planta de *C. spinosa* recolectada en Ayacucho 25

Tabla 2. Conversión de las concentraciones de PEG-6000 y estimación del potencial hídrico teórico mediante la ecuación de Michel & Kaufmann (1973) a 25 °C 31

Tabla 3. Esquema de tratamientos de la semilla (*Z. mays*) frente al estrés hídrico simulado 33

Tabla 4. Punto de muestreo y características fenotípicas de los aislamientos bacterianos endófitos de *C. spinosa* obtenidos de Ayacucho 36

Tabla 5. Capacidad fijadora de nitrógeno de los aislamientos endófitos de *C. spinosa* 40

Tabla 6. Índice de solubilización (IS) de fosfatos dicálcico y tricálcico de los aislamientos obtenidos de *C. spinosa* en medios NBRIP-dicálcico y NBRIP-tricálcico incubados por 7 días a 28 °C 43

Tabla 7. Índice de solubilización (IS) de potasio de los aislamientos obtenidos de *C. spinosa* en medio Aleksandrov incubados por 7 días a 28 °C 47

Tabla 8. Bacterias endófitas aisladas de *C. spinosa* con capacidad de producción amoníaco 49

Tabla 9. Densidad óptica de bacterias endófitas aisladas de *C. spinosa* con PEG-6000 al 10% y 20% 51

Tabla 10. Porcentaje de inhibición por PEG-6000 sobre los aislamientos endófitos obtenidos de *C. spinosa* 52

Tabla 11. Actividad antagonista y PICR de las bacterias endófitas 55

Tabla 12. Efecto de los aislamientos endófitos de *C. spinosa* en la germinación, crecimiento y vigor de *Z. mays* bajo condiciones normales y de estrés hídrico simulado 58

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Ubicación geográfica del distrito Iguain y los puntos de muestreo de *C. spinosa* en el departamento de Ayacucho 23

Figura 2. Puntos de muestreo de tejidos sanos de *C. spinosa* 25

Figura 3. Recolección de muestras de distintos tejidos sanos de *C. spinosa* 26

Figura 4. Total de bacterias endófitas aisladas por punto de muestreo (P) según el tipo de tejido vegetal 38

Figura 5. Coloración Gram y morfología macroscópica de bacterias endófitas aisladas de *C. spinosa* (P1RW, P5H0-1 y P4HB-2) en TSA 39

Figura 6. Puntos de muestreo y tipos de tejido vegetal a partir de los cuales se obtuvieron bacterias endófitas fijadoras de nitrógeno 42

Figura 7. Crecimiento del aislamiento P5RB medio Ashby, incubado a 28 °C por 72 h 42

Figura 8. Mapa de calor del índice de solubilización (IS) de fosfato dicálcico y tricálcico durante 7 días en medio NBRIP-dicálcico y NBRIP-tricálcico a 28°C 44

Figura 9. Variación del índice de solubilización (IS) de fosfato dicálcico en medio NBRIP-dicálcico durante 7 días a 28°C 44

Figura 10. Variación del índice de solubilización (IS) de fosfato tricálcico en medio NBRIP-tricálcico durante 7 días a 28°C 45

Figura 11. Halos de solubilización de fosfato de los aislamientos P1RW, P3HI, P4HB-2, P5HO-1, P5RB, P5RW-1 en medio NBRIP-tricálcico tras 7 días a 28 °C 45

Figura 12. Mapa de calor del índice de solubilización (IS) del potasio durante 7 días en medio Alexandrov a 28°C 46

Figura 13. Variación del índice de solubilización (IS) de potasio en medio Aleksandrov durante 7 días a 28 °C 47

Figura 14. Formación del halo verde por solubilización de potasio de los aislamientos P4HB-2 y P5RB en medio Aleksandrov tras 7 días a 28 °C 48

Figura 15. Mediciones de A_{450} ubicadas en la curva estándar de concentración de NH_4^+ 49

Figura 16. Evaluación por colorimetría, se ve el viraje del color al reaccionar el sobrenadante con el reactivo Nessler después de un minuto. 50

Figura 17. Crecimiento (OD) de los aislamientos P1RW, P1HI, P3H0-1, P4HB-2, PSRW-1 y PSRB en un medio TSB y con dos concentraciones de PEG-6000 tras 24 h a 28 °C 52

Figura 18. Crecimiento (OD) de los aislamientos P1RW, P1HI, P3H0-1, P4HB-2, PSRW-1 y PSRB en un medio TSB y con dos concentraciones de PEG-6000 tras 48 h a 28 °C 53

Figura 19. Porcentaje de inhibición de los aislamientos endófitos ante el estrés provocado por PEG-6000 al 10 y 20% tras 24 h a 28 °C 53

Figura 20. Porcentaje de inhibición de los aislamientos endófitos ante el estrés provocado por PEG-6000 al 10 y 20% tras 48 h a 28 °C 54

Figura 21. Inhibición de *Fusarium* spp. por parte de la bacteria endófita P5RB en medio PDA incubado por 10 días a 28 °C 55

Figura 22. Efecto de las bacterias endófitas sobre la germinación de los distintos tratamientos de las semillas de *Z. mays* en medio agar agua sin estrés hídrico simulado y medio con PEG-6000 (20%) incubado por 14 días a 28°C 59

Figura 23. Incremento en la longitud de las plántulas de *Z. mays* en los distintos tratamientos en medio agar agua sin estrés hídrico simulado y medio con PEG-6000 (20%) incubado por 14 días a 28°C 59

Figura 24. Mapa de calor del índice de vigor (IV) de los aislamientos inoculados en las semillas de *Z. mays* y el control en el medio agua con PEG-6000 (20%) incubado por 14 días a 28°C 60

Figura 25. Semillas de *Z. mays* inoculadas con los aislamientos seleccionados en el medio agar agua sin estrés hídrico simulado incubadas por 14 días a 28 °C 60

Figura 26. Semillas de *Z. mays* inoculadas con los aislamientos seleccionados en el medio agar agua con PEG-6000 (20%) incubadas por 14 días a 28 °C 60

Resumen

El cambio climático global ha intensificado la variabilidad térmica y la frecuencia de sequías, afectando significativamente la productividad agrícola. En el departamento de Ayacucho (Perú), estos eventos han reducido hasta en un 50% el rendimiento del cultivo de *Zea mays*, con impacto directo en la economía regional. En este contexto, la agricultura sostenible promueve el uso de microorganismos benéficos como estrategia de mitigación del estrés abiótico. Las bacterias endófitas asociadas a plantas adaptadas a ambientes semiáridos representan un recurso biotecnológico promisorio debido a su potencial promotor del crecimiento vegetal (PGP) y tolerancia a condiciones extremas. El presente estudio tuvo como objetivo aislar y caracterizar bacterias endófitas de *Caesalpinia spinosa*, una leguminosa nativa adaptada a condiciones semiáridas, evaluando sus atributos PGP y tolerancia al estrés hídrico simulado. A partir de raíces, hojas y flores de la planta se obtuvieron 47 bacterias endófitas, de las cuales 15 demostraron capacidad de fijación biológica de nitrógeno en medio Ashby. Nueve de ellas solubilizaron fosfato dicálcico y seis fosfatos tricálcicos en medio NBRIP, destacando P5HO-1 (IS: 2.01 ± 1.9), P4HB-2 (IS: 2.0 ± 1.3) y P5RB (IS: 1.86 ± 0.4). En la solubilización de potasio (medio Aleksandrov), las únicas que mostraron un IS fueron P4HB-2 (IS: 1.72 ± 0.8) y P5RB (IS: 1.79 ± 0.9). Las bacterias endófitas seleccionadas produjeron amoníaco (reactivo de Nessler), sobresaliendo P4HB-2 (120.7 µg/mL), P5RB (105.97 µg/mL) y P5RW-1 (109.39 µg/mL). En los ensayos de tolerancia al estrés hídrico simulado inducido con PEG-6000 (10% y 20%), las bacterias P1RW, P5RW-1 y P5HO-1 mostraron mayor crecimiento neto y menor porcentaje de inhibición al 10%, mientras que al 20% destacaron P4HB-2, P5HO-1 y P5RW-1. En la actividad antagonista frente al hongo del género *Fusarium* en PDA, únicamente P5RB evidenció inhibición (PICR: 31.58 ± 0.50%). La inoculación en *Z. mays* bajo condiciones *in vitro* sin estrés (agar agua) mantuvo 100% de germinación en todos los tratamientos, a su vez destacaron P5RW-1 (crecimiento total: 25 ± 0.13 cm; índice de vigor: 2434,00 ± 72,00), P5RB (crecimiento total: 20 ± 2.08 cm; índice de

vigor: 1968,00 ± 21,00) y P4HB-2 (crecimiento total: 19 ± 0.76 cm; índice de vigor: 1846,00 ± 53,00). Bajo estrés hídrico simulado (PEG-6000 al 20%), las bacterias endófitas P5HO-1(crecimiento total: 7 ± 2.87 cm; índice de vigor: 485,00 ± 45,00), P5RW-1(crecimiento total: 8 ± 2.72 cm; índice de vigor: 589,00 ± 22,00), P5RB (crecimiento total: 7 ± 1.06 cm; índice de vigor: 578,00 ± 27,00) y P4HB-2 (crecimiento total: 7 ± 0.31 cm; índice de vigor: 401,00 ± 21,00), mostraron los mejores desempeños en germinación (60–80%), crecimiento total e índice de vigor, superando los controles bajo estrés. En conjunto, los hallazgos posicionan a las bacterias endófitas de *C. spinosa* como candidatas estratégicas para el desarrollo de bioinsumos orientados a sistemas agrícolas de zonas semiáridas. Estudios posteriores a nivel molecular y ensayos en condiciones de campo serán fundamentales para validar su eficacia y estabilidad funcional en escenarios agroclimáticos reales.

Palabras claves: Bacterias endófitas, promoción del crecimiento vegetal, estrés hídrico simulado, *Caesalpinia spinosa*

Abstract

Global climate change has intensified thermal variability and the frequency of droughts, significantly affecting agricultural productivity. In the department of Ayacucho (Perú), these events have reduced *Zea mays* crop yields by up to 50%, directly impacting the regional economy. In this context, sustainable agriculture promotes the use of beneficial microorganisms as a strategy to mitigate abiotic stress. Endophytic bacteria associated with plants adapted to semi-arid environments represent a promising biotechnological resource due to their plant growth-promoting (PGP) potential and tolerance to extreme conditions. The present study aimed to isolate and characterize endophytic bacteria from *Caesalpinia spinosa*, a native legume adapted to semi-arid conditions, by evaluating their PGP traits and tolerance to water stress. A total of 47 endophytic bacteria were isolated from roots, leaves, and flowers, of which 15 demonstrated biological nitrogen fixation capacity in Ashby medium. Nine of these strains solubilized dicalcium phosphate and six tricalcium phosphate in NBRIP medium, with P5HO-1 (SI: 2.01 ± 1.9), P4HB-2 (SI: 2.0 ± 1.3), and P5RB (SI: 1.86 ± 0.4) showing the highest solubilization indices. In potassium solubilization assays (Aleksandrov medium), only P4HB-2 (SI: 1.72 ± 0.8) and P5RB (SI: 1.79 ± 0.9) exhibited measurable solubilization indices. Selected endophytic bacteria produced ammonia (Nessler reagent assay), with P4HB-2 (120.7 µg/mL), P5RB (105.97 µg/mL), and P5RW-1 (109.39 µg/mL) showing the highest production levels. In water stress tolerance assays induced with PEG-6000 (10% and 20%), strains P1RW, P5RW-1, and P5HO-1 showed greater net growth and lower inhibition percentages at 10%, whereas at 20%, P4HB-2, P5HO-1, and P5RW-1 exhibited superior performance. In antagonistic activity assays against *Fusarium* on PDA medium, only P5RB showed inhibition (PICR: 31.58 ± 0.50%). Inoculation of *Z. mays* under *in vitro* non-stress conditions (water

agar) maintained 100% germination across all treatments, with P5RW-1 (total growth: 25 ± 0.13 cm; vigor index: 2434,00 ± 72,00), P5RB (total growth: 20 ± 2.08 cm; vigor index: 1968,00± 21,00), and P4HB-2 (total growth: 19 ± 0.76 cm; vigor index: 1846,00 ± 53,00) standing out. Under water stress conditions (20% PEG-6000), endophytic bacteria P5HO-1 (total growth: 7 ± 2.87 cm; vigor index: 485,00 ± 45,00), P5RW-1 (total growth: 8 ± 2.72 cm; vigor index: 589,00 ± 22,00), P5RB (total growth: 7 ± 1.06 cm; vigor index: 578,00 ± 27,00), and P4HB-2 (total growth: 7 ± 0.31 cm; vigor index: 401,00 ± 21,00) demonstrated the best performance in germination (60–80%), total growth, and vigor index, outperforming stress controls. Overall, these findings position *C. spinosa* endophytic bacteria as strategic candidates for the development of bio-inputs aimed at agricultural systems in semi-arid regions. Further molecular-level studies and field trials will be essential to validate their efficacy and functional stability under real agroclimatic conditions.

Keywords: Endophytic bacteria, plant growth promotion, water stress, *Caesalpinia spinosa*

1. Introducción

El cambio climático constituye un factor de estrés abiótico global que altera el desarrollo y rendimiento de los cultivos al modificar los rangos térmicos y la disponibilidad hídrica. En el caso del maíz (*Z. mays*), uno de los cultivos de mayor importancia económica a nivel mundial y del Perú, la productividad se ve comprometida especialmente bajo condiciones de estrés hídrico.

Es así que, según las proyecciones climáticas indican que hacia el año 2050 el incremento de temperatura y la reducción de precipitaciones disminuirán el rendimiento del cultivo, éste podría requerir la reubicación de las zonas de siembra (Arias *et al.* 2020). El déficit hídrico durante la fase reproductiva puede reducir el rendimiento potencial hasta en 47–50% debido al aborto embrionario y a la disminución del número de granos (Gimenez *et al.* 2014).

A su vez, el estrés abiótico incrementa la susceptibilidad a fitopatógenos como *Helminthosporium* y *Fusarium*, deteriorando el área radicular, foliar y la calidad del grano (Sideman *et al.* 2016). Este escenario se refleja a escala regional; por ejemplo, en el departamento de Ayacucho se registró una reducción de 51,1% en maíz amiláceo durante 2024 (INEI, 2024). La vulnerabilidad productiva de este cultivo resalta la necesidad de alternativas sostenibles que mejoren su rendimiento y resiliencia.

En este contexto, los microorganismos promotores de crecimiento vegetal (PGP) han emergido como una estrategia biotecnológica prometedora. Los microorganismos endófitos, capaces de colonizar tejidos internos de la planta, presentan mayor estabilidad ecológica que los rizosféricos (Mendes *et al.* 2013; Watts *et al.* 2023). Estos organismos favorecen la adquisición de nutrientes, modulan fitohormonas y actúan como agentes de biocontrol, contribuyendo a la tolerancia frente a sequía y patógenos (Ramakrishna *et al.* 2019). Además, las comunidades microbianas pueden adaptarse a condiciones de sequía respondiendo a

fitohormonas de estrés como ácido abscísico (ABA), jasmonato (JA) y el aminociclopropanocarboxilato (ACC) (Bogati *et al.* 2022).

Adicionalmente, en ecosistemas áridos, especies vegetales nativas adaptadas a condiciones extremas representan reservorios potenciales de microbiota beneficiosa. Es el caso de la planta medicinal *Caesalpinia spinosa* (tara), ampliamente distribuida en Perú y utilizada en la salud y reforestación, la cual posee alto valor ecológico debido a su capacidad para establecerse en suelos degradados.

Su adaptabilidad edafoclimática y sistema radicular profundo favorecen la fijación de nitrógeno, la captación de agua y la generación de microhábitats protectores para otras plantas (Romero *et al*. 2019), albergando comunidades microbianas de alta diversidad funcional (Sangay-Tucto *et al.* 2024). En su rizosfera se han identificado grupos bacterianos como Actinobacteria, Proteobacteria y Firmicutes (Cordero *et al.* 2017), reconocidos por su potencial PGP. Sin embargo, el microbioma endofítico de *C. spinosa* permanece escasamente caracterizado.

Si bien *C. spinosa* y *Z. mays* son filogenéticamente distantes, la efectividad de un endófito PGP no está necesariamente restringida a su hospedador de origen. Diversos estudios han documentado que las bacterias endófitas pueden colonizar un amplio rango de especies vegetales distintas a la de aislamiento, lo cual se explica porque el reconocimiento inicial planta-bacteria depende de señales moleculares conservadas evolutivamente —exudados radiculares, compuestos fenólicos y mecanismos de *quorum sensing*— compartidas entre especies vegetales filogenéticamente diversas (Mushtaq *et al*. 2023). De manera consistente, se ha reportado que los rasgos PGP que expresan estos endófitos, como la producción de fitohormonas, la solubilización de nutrientes y la síntesis de exopolisacáridos, corresponden a mecanismos bioquímicos generalizables cuya expresión y beneficio funcional pueden mantenerse frente a hospedadores distintos al nativo, aunque la magnitud de la respuesta puede variar de forma especie-específica (Long *et al.* 2008). En este sentido, resulta

biotecnológicamente plausible que bacterias endófitas nativas de *C. spinosa*, adaptadas a condiciones de estrés hídrico en su ambiente de origen, conserven la capacidad de colonizar y ejercer un efecto protector en *Z. mays* frente al estrés.

Se plantea como hipótesis que las bacterias endófitas aisladas de *C. spinosa* con potencial PGP conservan la capacidad de colonizar *Z. mays* y conferirle protección frente al estrés hídrico, dado que comparten con su hospedador nativo tanto las señales de reconocimiento necesarias para el establecimiento simbiótico como los mecanismos fisiológicos asociados al efecto protector.

2. Marco teórico

2.1. Generalidades de los microorganismos endófitos

Las plantas se encuentran asociadas a una amplia diversidad de comunidades microbianas que pueden ejercer efectos positivos, negativos o neutrales sobre su hospedante vegetal. Entre estas comunidades destacan los microorganismos rizosféricos, los cuales han sido ampliamente estudiados y utilizados en diversas áreas del conocimiento, incluyendo la agricultura, la industria y la salud. No obstante, los microorganismos endófitos, definidos como aquellos que colonizan y se multiplican de manera estable dentro de los tejidos vegetales —como raíces, tallos, hojas, semillas, frutos y brotes— sin causar daño aparente a la planta hospedante, han cobrado un interés creciente en los últimos años (Chaudhary *et al.* 2022).

Estos microorganismos establecen interacciones complejas con la planta hospedante y, al igual que otros microorganismos epífitos, pueden modular directa o indirectamente procesos clave como el crecimiento, el desarrollo y los mecanismos de defensa frente a patógenos. Es pertinente mencionar que algunos microorganismos epífitos presentes en la superficie vegetal son capaces de ingresar a los tejidos internos y persistir como endófitos.

La colonización endofítica implica, como paso inicial, la entrada de las cepas microbianas a los espacios intercelulares o intracelulares, proceso durante el cual los

microorganismos se enfrentan a un ambiente altamente oxidativo generado por la planta. En consecuencia, para lograr una colonización exitosa, los endófitos deben poseer mecanismos de tolerancia al estrés oxidativo, incluyendo la producción de enzimas antioxidantes como la superóxido dismutasa y la peroxidasa (Kashyap *et al.* 2023).

Incluso variaciones leves en la diversidad y composición de las comunidades endofíticas pueden generar efectos significativos en la regulación del crecimiento vegetal y en la capacidad de adaptación de las plantas a condiciones ambientales cambiantes. La coevolución progresiva entre plantas y microorganismos endófitos ha favorecido interacciones mayoritariamente beneficiosas, influyendo de manera determinante en los procesos fisiológicos y funcionales del hospedante vegetal (Amen *et al.* 2024).

2.1.1. Clasificación de los microorganismos endófitos

Los microorganismos endófitos pueden clasificarse según diversos criterios, siendo uno de los más utilizados su naturaleza taxonómica, lo que permite distinguir entre endófitos bacterianos y fúngicos. Los endófitos bacterianos han sido reportados en una amplia gama de especies vegetales y se caracterizan por una elevada diversidad taxonómica que, en numerosos casos, trasciende los esquemas de clasificación tradicionales. Esta diversidad se asocia con una amplia variedad de funciones beneficiosas para la planta hospedante, entre las que se incluyen la promoción del crecimiento vegetal, la optimización de la absorción de nutrientes y la protección frente a microorganismos fitopatógenos.

Entre los grupos bacterianos más frecuentemente aislados y mejor caracterizados en asociaciones endofíticas destacan los filos Proteobacteria, Firmicutes y Actinobacteria, los cuales desempeñan un papel fundamental en el establecimiento y mantenimiento de interacciones simbióticas complejas con el hospedante vegetal (Muhammad *et al.* 2024). En la misma línea, los endófitos fúngicos, al igual que los bacterianos, completan parcial o totalmente su ciclo de vida en el interior de los tejidos vegetales sin inducir síntomas visibles de enfermedad.

Estos organismos pueden colonizar tanto tejidos subterráneos como aéreos y, en muchos casos, producen y liberan esporas tras la senescencia o muerte de la planta hospedante o de sus órganos. Dentro de este grupo, los hongos pertenecientes al filo Ascomycota representan uno de los taxones más ampliamente distribuidos y estudiados en asociaciones endofíticas, debido a su alta frecuencia de aislamiento y a su relevancia funcional en las interacciones planta–microorganismo (Amen *et al.* 2024).

Adicionalmente, los microorganismos endófitos pueden clasificarse en función de su grado de dependencia del hospedante vegetal, distinguiéndose entre endófitos obligados, que dependen estrechamente de la planta para completar su ciclo de vida, y endófitos facultativos, capaces de sobrevivir de forma libre en el ambiente y de colonizar los tejidos vegetales cuando las condiciones son favorables. Estos últimos suelen conferir beneficios funcionales a la planta, tales como la estimulación del crecimiento y el aumento de la tolerancia al estrés biótico y abiótico.

A medida que se profundiza en el estudio de las comunidades endofíticas, se hace cada vez más evidente el amplio potencial biotecnológico de estos microorganismos y la diversidad de aplicaciones emergentes asociadas a su uso (Watts *et al.* 2023).

2.1.2. Mecanismo de colonización endofítica

Una propiedad distintiva de los microorganismos endófitos es su aptitud para colonizar tejidos vegetales mediante la modulación fina de las respuestas de defensa e inmunidad innata del hospedante, lo que posibilita el establecimiento de asociaciones simbióticas estables y de larga duración. Estas interacciones no solo favorecen la persistencia del microorganismo en el interior de la planta, sino que también se traducen en efectos positivos sobre el crecimiento, el desempeño fisiológico y la capacidad de respuesta frente a estreses bióticos y abióticos.

La eficacia del proceso de colonización endofítica está determinada por una red multifactorial que involucra la especificidad tisular, el trasfondo genético del hospedante, la identidad taxonómica y plasticidad adaptativa de la cepa microbiana, así como las condiciones

ambientales circundantes. El acceso al interior de la planta se produce predominantemente a través de estructuras naturales —como pelos radicales, estomas y heridas— que actúan como puntos de entrada. Una vez internalizados, los endófitos se localizan en espacios intercelulares o en el sistema vascular, donde establecen interacciones compatibles sin desencadenar sintomatología patológica observable. Es relevante subrayar que la estabilidad de esta asociación se fundamenta en un balance funcional de beneficios recíprocos; cuando dicho equilibrio se altera y una de las partes deja de obtener ventajas adaptativas, la interacción puede transitar hacia un estado parasítico (Tariq *et al.* 2025).

El proceso de colonización endofítica ocurre de manera sistemática y jerárquica, iniciándose generalmente en las raíces y extendiéndose progresivamente hacia los brotes, las flores, los frutos e incluso las semillas. En las etapas iniciales, los exudados radiculares de la planta hospedante actúan como señales químicas específicas que facilitan la atracción y el reconocimiento de endófitos bacterianos y fúngicos presentes en la rizosfera (Chaudhry *et al.* 2021).

Durante la transición desde el ambiente rizosférico hacia la endosfera, los microorganismos endófitos deben adaptarse rápidamente a condiciones fisiológicas y bioquímicas contrastantes, incluyendo variaciones en el estado redox, la disponibilidad de oxígeno, la composición nutricional y el equilibrio osmótico del sistema celular del hospedante. En este contexto, la invasión y colonización exitosa de los endófitos dentro de la planta hospedante dependen en gran medida de la percepción eficiente de señales moleculares, la activación de mecanismos de comunicación dependientes de quórum, la capacidad para modular o evadir las respuestas defensivas del hospedante y, de manera crítica, de la eficiencia con la que los microorganismos ajustan su metabolismo y fisiología a la complejidad del sistema celular vegetal (Anand *et al.* 2023). Estos procesos integrados determinan el establecimiento de interacciones endofíticas estables y funcionales.

2.1.3. Relaciones simbióticas planta-endófito

Los microorganismos endófitos establecen interacciones íntimas y persistentes con sus plantas hospedantes, las cuales abarcan un continuo que va desde el mutualismo hasta el comensalismo. En los sistemas mutualistas, ambas partes obtienen beneficios recíprocos, frecuentemente mediados por el intercambio de recursos y señales químicas.

En la rizosfera, la liberación de exudados radiculares —ricos en carbohidratos, aminoácidos y compuestos fenólicos— facilita el reclutamiento y la colonización microbiana al constituir una fuente accesible de nutrientes. Sin embargo, esta disponibilidad de recursos también puede favorecer interacciones oportunistas, en las que genotipos bacterianos y/o fúngicos mutantes explotan los exudados vegetales sin aportar beneficios funcionales al crecimiento o la aptitud de la planta hospedante.

Para contrarrestar estas relaciones no cooperativas, las plantas han desarrollado mecanismos de control selectivo, tales como la promoción diferencial de microorganismos beneficiosos y la penalización de genotipos microbianos deshonestos, tal como ha sido demostrado experimentalmente (Ryan *et al.* 2018). De manera complementaria, numerosos microorganismos asociados a plantas contribuyen activamente al desempeño vegetal mediante la síntesis de fitohormonas, como auxinas y giberelinas, que estimulan el crecimiento y la arquitectura radicular, reforzando así la estabilidad del mutualismo (Saikia *et al.* 2024).

Desde una perspectiva evolutiva, se espera que la selección natural favorezca la persistencia de interacciones mutualistas cuando el intercambio de beneficios entre los socios se mantiene equilibrado. En este contexto, una mayor dependencia mutualista puede emerger como resultado de procesos de coevolución recíproca o de la adaptación unilateral de uno de los socios, mediada por la selección de rasgos directamente implicados en la interacción simbiótica (Mushtaq *et al.* 2023).

Existen otras relaciones simbióticas de tipo comensalista, algunos microorganismos endófitos no confieren beneficios detectables ni provocan efectos adversos en la planta

hospedera (Patra *et al.* 2023). La evidencia empírica de este tipo de interacción ha sido reportada por Keith *et al.* (2025), quienes estudiaron plantas de los géneros *Astragalus* y *Oxytropis* que contienen swainsonina, un alcaloide tóxico sintetizado por endófitos fúngicos del género *Alternaria*. En dicho estudio, la presencia del endófito no afectó el intercambio gaseoso, la fisiología fotosintética, la fecundidad, la germinación de semillas ni la supervivencia de las plantas, ni se detectaron efectos transgeneracionales. Estos resultados sugieren que, al menos en estos sistemas, la asociación endofítica puede mantenerse de forma neutral, sin impactos significativos sobre la aptitud del hospedante.

2.2. Papel ecológico de los microorganismos endófitos

2.2.1. Promoción del crecimiento vegetal

El microbioma endofítico establece predominantemente relaciones simbióticas de tipo mutualista con la planta hospedante, contribuyendo de manera significativa al mantenimiento de su salud, vigor y desempeño fisiológico. Estos microorganismos participan directa e indirectamente en el crecimiento y desarrollo vegetal mediante la expresión de múltiples atributos promotores del crecimiento vegetal, entre los que se incluyen la síntesis de fitohormonas, fijación biológica de nitrógeno atmosférico, la producción de amoníaco, la producción de sideróforos, la solubilización de nutrientes minerales como fósforo, potasio y zinc (Kohli *et al.* 2022).

La producción de fitohormonas por parte de los endófitos tiene especial importancia, dado que estas moléculas desempeñan un papel central en la regulación del crecimiento, la morfogénesis y la adaptación de las plantas a condiciones ambientales variables. Entre las fitohormonas comúnmente sintetizadas por microorganismos endofíticos se encuentran las auxinas, citoquininas, giberelinas, ácido abscísico, ácido salicílico y etileno, así como otros reguladores del crecimiento tales como jasmonatos, brasinoesteroides y estrigolactonas (Sabagh *et al.* 2022).

En este contexto, numerosos estudios han evaluado la capacidad de los

microorganismos endófitos para producir ácido indol-3-acético (AIA), una de las auxinas más relevantes en la elongación celular y el desarrollo radicular. De acuerdo con estos reportes, los géneros bacterianos más frecuentemente asociados con una elevada producción de AIA incluyen *Pseudomonas*, *Azospirillum*, *Enterobacter*, *Streptomyces*, *Pantoea*, *Rhizobium*, *Azotobacter* y *Alcaligenes* (Khianngam *et al.* 2023; Fatimah *et al.* 2022; Cordero *et al.* 2018 y Feng *et al.* 2024).

Además de la producción de fitohormonas, los microorganismos endófitos desempeñan un papel clave en la adquisición y el metabolismo de nutrientes esenciales por parte de la planta hospedante. Entre estos mecanismos destaca la fijación biológica de nitrógeno atmosférico, así como la capacidad de ciertos endófitos para producir amoníaco (NH_3), el cual constituye una fuente directamente asimilable de nitrógeno para las plantas.

Estos microorganismos exhiben actividad solubilizante de nutrientes minerales, facilitando la disponibilidad de elementos esenciales y contribuyendo al crecimiento vegetal. La producción de amoníaco por microorganismos endófitos adquiere especial relevancia bajo condiciones de estrés abiótico, tales como salinidad, sequía u osmoticidad elevada, en las que la absorción de nitrógeno desde el suelo se ve severamente limitada. En estos escenarios, el amoníaco microbiano puede compensar la reducción en la disponibilidad de nitrógeno mineral, sosteniendo procesos fisiológicos fundamentales como la síntesis de aminoácidos, proteínas y clorofila (Wani *et al.* 2025). Adicionalmente, la liberación de amoníaco se ha asociado con la regulación del pH rizosférico y la activación de respuestas metabólicas que mejoran la tolerancia de la planta al estrés, fortaleciendo así la resiliencia del sistema planta–endófito.

Por lo tanto, estos mecanismos resaltan la importancia funcional de los microorganismos endófitos como mediadores clave de la nutrición y la adaptación vegetal en ambientes sometidos a condiciones abióticas adversas (Sun *et al.* 2022).

La producción de sideróforos confiere a bacterias y hongos endófitos ventajas competitivas significativas para la colonización de los tejidos vegetales, al permitirles

secuestrar hierro férrico (Fe^{3+}) del entorno y limitar su disponibilidad para otros microorganismos que compiten por el mismo nicho ecológico. Este mecanismo no solo favorece el establecimiento y la persistencia de los endófitos en la planta hospedante, sino que también contribuye indirectamente a la exclusión de microorganismos potencialmente patógenos (Verma *et al.* 2021). Desde la perspectiva de la planta, la disponibilidad de hierro es un factor crítico para su crecimiento y funcionamiento fisiológico, dado que este micronutriente participa en procesos esenciales como la fotosíntesis, la respiración celular, la síntesis de clorofila y la actividad de numerosas enzimas redox (Li *et al.* 2023).

La solubilización de minerales inorgánicos, como fósforo, potasio y zinc, por parte de los microorganismos endófitos constituye un mecanismo funcional de gran relevancia en la nutrición vegetal. Estos microorganismos poseen la capacidad de movilizar dichos nutrientes a partir de formas químicamente insolubles o poco disponibles en el suelo, transformándolos en fracciones asimilables por las plantas. Este proceso incrementa la eficiencia en la adquisición de nutrientes y contribuye de manera significativa a la productividad y sostenibilidad de los sistemas agrícolas.

El fósforo es un macronutriente esencial involucrado en procesos fundamentales como la transferencia de energía, la síntesis de ácidos nucleicos y el desarrollo radicular; sin embargo, su disponibilidad en el suelo suele ser limitada debido a su rápida fijación en complejos minerales (Ramos *et al.* 2024).

El potasio desempeña un papel clave en la regulación osmótica, la activación enzimática y el control estomático, siendo crucial para la tolerancia de las plantas a estreses abióticos como la sequía y la salinidad (Hasanuzzaman *et al.* 2018).

Asimismo, el zinc, aunque requerido en menores cantidades, es indispensable para la actividad de numerosas enzimas, la síntesis de auxinas y la estabilidad estructural de proteínas y membranas celulares (Bashir *et al.* 2023).

En muchos suelos, especialmente aquellos con pH elevado, alta salinidad o condiciones

de estrés abiótico, el hierro, fósforo, potasio y zinc se encuentran mayoritariamente en formas poco solubles y, por ende, de baja biodisponibilidad para las plantas. En este contexto, los sideróforos y solubilizadores producidos por microorganismos endófitos pueden quelar los minerales insolubles y facilitar su movilización y asimilación por la planta hospedante, mitigando deficiencias nutricionales y mejorando su desempeño fisiológico (Saleem *et al.* 2023).

Estos mecanismos contribuyen a mejorar la eficiencia nutricional de las plantas, fortaleciendo así la estabilidad y funcionalidad de la asociación endofítica en diversos sistemas agrícolas y naturales.

2.2.2. Tolerancia al estrés hídrico y/u osmótico

Los endófitos microbianos desempeñan un papel crucial en la aclimatación de plantas frente a estrés abiótico, al promover el crecimiento vegetal, suprimir fitopatógenos y activar genes asociados con la respuesta al estrés, normalmente inactivos bajo condiciones adversas (Abdou *et al.* 2023).

En particular, los endófitos que producen exopolisacáridos, modulan enzimas antioxidantes y regulan hormonas vegetales, como mediante la reducción del etileno a través de la actividad de la 1-aminociclopropano-1-carboxilato (ACC) desaminasa, muestran una mayor capacidad para tolerar estrés hídrico y osmótico. La hidrolización del precursor ACC por bacterias y hongos endofíticos disminuye los niveles de etileno en la planta, promoviendo una arquitectura radicular más eficiente y mejorando la adaptación al estrés.

Además, los endófitos inducen la síntesis de osmoprotectores como glutamato, glicina betaína, K^+, prolina, trehalosa y ectoína, estabilizando la estructura subcelular y eliminando radicales libres para mantener el potencial osmótico citoplasmático bajo condiciones adversas (Das *et al.* 2022).

En este contexto, los endófitos microbianos constituyen una estrategia prometedora para mitigar los efectos de la sequía y la salinidad, al activar mecanismos de regulación del

estrés en la planta hospedante y autosintetizar compuestos antiestrés. Estos microorganismos estimulan genes sensibles al estrés, promueven la síntesis de antioxidantes y osmoprotectores, y facilitan el almacenamiento de solutos compatibles cuando las plantas se enfrentan a factores abióticos como sequía, calor y salinidad.

Diversas cepas microbianas han sido empleadas exitosamente para mejorar la tolerancia a la sequía; por ejemplo, Gogoi *et al.* (2023) demostraron que endófitos aislados de *Oryza sativa* contrarrestan tanto el estrés biótico como abiótico. Estudios recientes (Kylyshbayeva *et al.* 2025; Shaffique *et al.* 2022 y Verma *et al.* 2021) respaldan consistentemente el potencial de las cepas endofíticas como herramienta eficaz para la gestión del estrés abiótico en cultivos.

2.2.3. Protección frente a patógenos

Los endófitos con capacidad promotora del crecimiento vegetal representan una estrategia prometedora para el fortalecimiento de la resistencia inducida del hospedero, contribuyendo al control de ataques futuros de fitopatógenos.

Este efecto se asocia, en gran medida, a la inducción de proteínas relacionadas con la patogénesis (PR), ampliamente reconocidas por su papel central en la resistencia sistémica adquirida. La expresión de estas proteínas suele ser desencadenada por lesiones necróticas en los tejidos vegetales e incluye, entre las más relevantes, a las β-1,3-glucanasas y quitinasas (Gupta *et al.* 2022). Un ejemplo representativo fue reportado por Cai *et al.* (2010), quienes demostraron que la cepa endofítica SE34 indujo resistencia sistémica inducida (ISR) en plantas de tomate mediante la formación de barreras estructurales y la producción de compuestos tóxicos, como metabolitos fenólicos y β-1,3-glucanasas. La eficacia de estas proteínas PR en el control de enfermedades también ha sido evidenciada frente al fitopatógeno *Peronophthora litchi*.

Además de las proteínas PR, diversas enzimas asociadas a la defensa vegetal, incluyendo superóxido dismutasa (SOD), peroxidasa (POD), polifenol oxidasa (PPO), fenilalanina amoníaco-liasa (PAL), ascorbato oxidasa (AO) y catalasa (CAT), desempeñan un

papel clave en la resistencia inducida mediada por endófitos. En este contexto, Oukala *et al.* (2021) evaluaron la actividad antifúngica de endófitos bacterianos aislados de la *Ocimum sanctum* frente a *Fusarium oxysporum*, demostrando que la inoculación con las cepas OS-12 y OS-25 incrementó significativamente la actividad de enzimas antioxidantes como PAL, PPO, AO y CAT. Si bien los mecanismos de antagonismo bacteriano pueden atribuirse a múltiples factores —incluida la inhibición directa de fitopatógenos mediante la producción de metabolitos secundarios como compuestos orgánicos volátiles, sideróforos y amoníaco, así como al mejoramiento del estado nutricional de la planta—, los efectos indirectos resultan igualmente relevantes. Estos incluyen la modulación del sistema antioxidante innato del hospedero, lo que conduce a la acumulación de compuestos defensivos, la supresión del crecimiento del patógeno y el control de la enfermedad asociada. Cabe destacar que las cepas OS-12 y OS-25, aisladas de tejidos foliares de *O. sanctum*, demostraron su capacidad para colonizar de manera efectiva los tejidos internos de la raíz de *Pisum sativum.*

2.2.4. Producción de metabolitos secundarios

Los endófitos, al colonizar los tejidos de la planta hospedera, pueden modular la expresión de genes implicados en la biosíntesis de metabolitos secundarios mediante la activación de vías específicas de transducción de señales. Estos microorganismos no solo regulan la intensidad y la tasa de expresión génica, sino que también inducen la producción y acumulación diferencial de metabolitos secundarios en las plantas, lo que impacta directamente en su perfil metabólico (Li *et al.* 2023). Entre los efectos más destacados se encuentran el incremento en la disponibilidad de nutrientes esenciales (N, P, K, Ca, Mg, Mn, Fe, Cu y Zn) y la mejora de parámetros de calidad asociados, tales como el contenido de polisacáridos, proteínas solubles, polifenoles, catequinas, flavonoides y teobromina (Aftab *et al.* 2020).

Adicionalmente, los endófitos poseen la capacidad de sintetizar compuestos que el hospedero no produce de manera autónoma, alterando las rutas metabólicas vegetales y modificando los niveles y tipos de metabolitos acumulados. Un ejemplo representativo es la

bacteria endófita *Sphingomonas melonis*, aislada de arroz, la cual confiere resistencia a fenotipos susceptibles a enfermedades mediante la producción de ácido antranílico, un metabolito clave en la defensa vegetal (Narayanan *et al.* 2022).

En este contexto, las investigaciones actuales se enfocan en el cribado y la selección de endófitos capaces de promover la biosíntesis y acumulación de metabolitos secundarios en cepas hospedantes, así como en la ingeniería y transformación de cepas microbianas para optimizar procesos de producción a escala industrial. Estas estrategias buscan ampliar la aplicación directa de metabolitos secundarios vegetales en sectores como la alimentación, la agricultura y la biotecnología. Debe tenerse en cuenta que numerosos estudios han demostrado que los metabolitos secundarios de los endófitos presentan propiedades antimicrobianas, antivirales, anticancerígenas y antiinflamatorias, lo que subraya su alto valor para el ámbito de la salud (Alum *et al.* 2026).

2.3. Generalidades de *Caesalpinia spinosa*

Caesalpinia spinosa (Molina) Kuntze es una especie perteneciente a la familia Fabaceae (subfamilia Caesalpinioideae), endémica de los Andes tropicales de Sudamérica. Se trata de un arbusto o árbol pequeño, provisto de espinas en el tallo y las ramas, que puede alcanzar entre 3 y 7 m de altura.

Esta especie es conocida por una amplia diversidad de nombres vernaculares, entre los que se incluyen tara, algarroba, huarango, guaranga, tanino, taya y caranca (Duke *et al.* 1981). El tronco de *C. spinosa* es generalmente redondeado, espinoso y, en ocasiones, tortuoso, con una corteza de color gris, y presenta una ramificación abundante en ejes foliosos y espinosos. Las hojas son de color verde oscuro, lisas o ligeramente espinosas, con una longitud de hasta 10 cm; son bipinnaticompuestas y paripinnadas. Los foliólulos presentan nerviación reticulada, con el envés pubescente o glabro y un ápice que varía de obtuso a emarginado. Las flores se disponen en racimos terminales multifloros, finamente pubescentes. El fruto es una legumbre

coriácea indehiscente, de color rojizo a café claro, plana y frecuentemente finamente pubescente, que contiene semillas redondeadas de color negro (Dostert *et al.* 2009).

2.3.1. Distribución geográfica

La tara (*C. spinosa*) presenta una distribución geográfica predominantemente asociada a regiones estacionalmente secas de Sudamérica, especialmente en Bolivia, Perú y el norte de Chile, donde se establece tanto en la vertiente occidental de los Andes como en los valles interandinos. Conviene señalar que la especie ha sido introducida y cultivada en diversas regiones fuera de su área de distribución natural, incluyendo el norte y este de África, Estados Unidos, Brasil y Argentina (Dostert *et al.* 2009).

En el Perú, *C. spinosa* se distribuye ampliamente a lo largo de la franja costera, desde Piura hasta Tacna, y en la región andina, abarcando los departamentos de Áncash, Apurímac, Ayacucho, Cajamarca, Cusco, Huánuco, Huancavelica, Junín y Pasco (Zappi *et al.* 1994). Además, la especie también estuvo presente en los ecosistemas de lomas costeras del Perú, como en Lachay (Lima); sin embargo, estas poblaciones fueron prácticamente extinguidas como consecuencia de su intensa explotación para uso como combustible y material de construcción.

Desde el punto de vista climático, su rango de distribución comprende ambientes que van desde climas templado-cálidos secos hasta tropicales muy secos y bosques tropicales húmedos, reflejando su elevada plasticidad ecológica (Murga-Orrillo *et al.* 2023).

2.3.2. Importancia económica

La tara (*C. spinosa*) posee un elevado valor comercial tanto en el Perú como a nivel internacional, debido a la amplia producción y utilización de sus derivados como materia prima industrial, con un 80% de la producción mundial. Sus principales aplicaciones incluyen el uso como colorantes naturales, gomas y otros insumos industriales, destacándose este sector como uno de los principales rubros de exportación, impulsado por la creciente demanda de

alternativas saludables frente a los colorantes sintéticos (De La Cruz-Noriega *et al.* 2023). La transformación y comercialización de estos productos requieren procesos industriales especializados y un acceso consolidado a los mercados, lo que ha favorecido la participación de empresas medianas y grandes que concentran anualmente una proporción significativa de la producción y exportación nacional (Guillén *et al.* 2013).

En este contexto, la región de Ayacucho se ha consolidado como uno de los principales centros productores y distribuidores de tara en el país, principalmente debido a sus condiciones edafoclimáticas favorables, que le han permitido responder eficientemente a la creciente demanda internacional. Dentro de esta región, la provincia de Huamanga concentra aproximadamente el 52 % de la producción, destacando los distritos de Ocros, Pacaycasa y Quinua, mientras que la provincia de Huanta aporta alrededor del 26 %, con una producción significativa en los distritos de Huanta, Iguaín y Luricocha (Quispe *et al.* 2023).

2.3.3. Reforestación con *C. spinosa* en zonas semidesérticas

La diversidad de ecosistemas a nivel global es fundamental para el mantenimiento del equilibrio ecológico y la regulación climática. Ya que, los ecosistemas representan reservorios críticos de conocimiento científico, biológico y cultural, lo que resalta la necesidad de implementar estrategias efectivas orientadas a minimizar los impactos antropogénicos y a fortalecer su resiliencia (Romero *et al.* 2019). En este contexto, *C. spinosa* adquiere una relevancia ecológica significativa, ya que los árboles de tara poseen la capacidad de interceptar gotas de niebla, incrementando la disponibilidad hídrica dentro del sistema (Cordet *et al.* 2017).

Adicionalmente, al tratarse de una leguminosa fijadora de nitrógeno atmosférico, *C. spinosa* contribuye a la mejora de la fertilidad del suelo, facilita la absorción de agua mediante su sistema radical profundo y favorece el enriquecimiento edáfico al promover la asociación con microorganismos con propiedades PGP. Por otra parte sus endófitos pueden integrarse al

microbioma del suelo, y la especie constituye una fuente de alimento y refugio para la fauna local.

Estas características posicionan a *C. spinosa* como una especie clave para programas de reforestación y restauración ecológica. De hecho, Esenarro *et al.* (2025) la emplea como especie principal en el proyecto del Cinturón Verde en Lomas del Paraíso, destacando que la propagación asistida de esta especie puede ser determinante para la recuperación de la cobertura vegetal y la reactivación de procesos ecosistémicos esenciales, como la captura de humedad, la polinización y la dispersión de semillas, particularmente en escenarios sometidos a una creciente presión urbana.

2.4. Generalidades de *Zea mays*

El maíz (*Zea mays*) es uno de los cultivos de mayor distribución a nivel mundial y ha sido ampliamente utilizado como organismo modelo en numerosos estudios científicos, debido a su ciclo de crecimiento relativamente corto, su genética bien caracterizada, su elevada producción de descendencia y su versatilidad en investigaciones de transgénesis y fisiología vegetal. Estas características lo convierten en un sistema experimental idóneo para comprender los mecanismos mediante los cuales las plantas responden a diversas condiciones ambientales.

Dentro de este contexto, la variedad Blanco Urubamba, también conocida como Blanco Gigante Cusco, se distingue por la alta calidad de sus granos, determinada principalmente por su tamaño excepcional, con dimensiones casi equivalentes en longitud y ancho, un espesor reducido, textura suave y un color blanco característico. Estas propiedades físicas y morfológicas confieren a esta variedad un alto valor agronómico, además es una de las variedades de mayor volumen de comercialización en el mercado nacional en las zonas urbanas para consumo humano y el de mayor volumen exportado (Quevedo *et al.* 2013).

2.4.1. Distribución geográfica

La producción del maíz Blanco Gigante Cusco se concentra principalmente en el Valle del Urubamba, también conocido como Valle Sagrado de los Incas, en el departamento de Cusco, específicamente en las provincias de Calca y Urubamba, a altitudes comprendidas entre 2 750 y 2 950 msnm (Quevedo *et al.* 2013). Sin embargo, esta variedad también puede cultivarse en regiones ligeramente más elevadas y protegidas, como el valle sur del Cusco (Andahuaylillas, Lucre, Urcos), así como en ciertas zonas del departamento de Apurímac (Abancay y Andahuaylas).

Además, se ha reportado su adaptación a otras áreas del país con altitudes de 2 900 a 3 200 msnm, como en Ayacucho, particularmente en el distrito de Iguain, situado a 3 026 msnm. Esta amplia adaptación altitudinal resalta la plasticidad de la especie y su potencial para ser incorporada en programas de conservación y mejoramiento de maíces nativos andinos (Quevedo *et al.* 2013).

2.4.2. Importancia económica y alimentaria

El maíz Blanco Gigante de Urubamba tiene una relevancia significativa en el mercado nacional, siendo ampliamente consumido por los peruanos tanto sancochado como tostado. Este cultivo constituye uno de los productos agrícolas de mayor importancia en el Perú, debido a su capacidad para dinamizar la economía a nivel local, regional y nacional. Según Samán *et al.* (2015), el cultivo de maíz ocupa el cuarto lugar en el ranking de importancia entre los cultivos nacionales, representando el 7,7 % del Valor Bruto de la Producción Agrícola (VBPA).

La industria peruana utiliza grandes cantidades de granos de maíz para la producción de maicena y almidón, así como en la obtención de glucosa para la industria farmacéutica, gomas derivadas del gluten y almidón empleado en la fabricación de antibióticos. Además, sus subproductos son destinados a la alimentación de ganado y aves de corral, y en el ámbito artesanal se emplean para la elaboración de envolturas de comidas regionales (Roque *et al.*

2022). El maíz Blanco Gigante también tiene un mercado internacional activo, con exportaciones dirigidas principalmente a España, Japón, Estados Unidos y China reportado por boletín del Mercado de tendencias del maíz blanco del MINAGRI (2022).

Desde el punto de vista nutricional, el maíz Blanco Gigante del Cusco es un alimento altamente energético y rico en nutrientes digestibles, según el Centro Nacional de Alimentación y Nutrición del Ministerio de Salud del Perú (2021). Destaca por su contenido de minerales como calcio, fósforo, magnesio y potasio, así como por vitaminas del complejo B (B1, B2 y B5) y ácido ascórbico. Además, aporta cantidades significativas de proteínas y contiene grasas poliinsaturadas que favorecen el funcionamiento del sistema cardiovascular.

2.5 Antecedentes

2.5.1. Microorganismos asociados a *Caesalpinia spinosa*

En un estudio previo, Cordero *et al.* (2017) caracterizaron la microbiota rizosférica de *Caesalpinia spinosa* en un bosque de niebla de Antioquia, Perú, identificando tres filos predominantes: Actinobacteria (29 %), Proteobacteria (40 %) y Firmicutes (29 %). Los aislados se clasificaron en los géneros *Arthrobacter, Corynebacterium, Leifsonia, Microbacterium, Enterobacter, Pantoea, Pseudomonas, Variovorax, Bacillus* y *Staphylococcus.* Aproximadamente el 17 % de las bacterias presentaron simultáneamente tres rasgos PGP: producción de indoles (precursores de ácido indolacético, AIA), síntesis de sideróforos y solubilización de fosfatos, empleándose la presencia de uno o más de estos rasgos como criterio para seleccionar potenciales inoculantes. Se observó además que las cepas con mayor producción de indoles pertenecían al filo Actinobacteria, mientras que las de mayor capacidad de síntesis de sideróforos correspondían al filo Proteobacteria.

Este hallazgo sentó las bases para el estudio posterior de Cordero *et al.* (2024), en el cual se evaluaron tres cepas bacterianas aisladas de la rizosfera de tara (*Pseudomonas abietaniphila, Arthrobacter sp.* y *Pseudomonas sp.)* mediante un experimento factorial completo

considerando los factores fertilización y sequía. Se evaluaron parámetros morfológicos y fisiológicos de plántulas de tara, incluyendo potencial hídrico (Ψ), contenido relativo de agua (CRH), asimilación de carbono (A), transpiración (E), conductancia estomática (gs) y fluorescencia de la clorofila. Los resultados demostraron que, aunque la fertilización biológica con PGPR no incrementó significativamente el crecimiento de las plántulas, sí mejoró su tolerancia a la deshidratación, destacando *Pseudomonas sp.* como la cepa más eficaz en este contexto.

En el estudio de Sangay-Tucto *et al.* (2024) se documentó una diversidad significativa de rizobios asociados a plantaciones de *C. spinosa*, aunque esta diversidad probablemente esté subestimada debido al uso de una única especie trampadora (*Pisum sativum*). La presencia de *C. spinosa* en plantaciones, así como las condiciones edafoclimáticas y prácticas de manejo, influyen de manera determinante en la composición y diversidad funcional de la microflora del suelo. Estos hallazgos sugieren que el cultivo de tara puede promover un entorno microbiano más heterogéneo, con potencial impacto positivo en la salud y productividad del suelo. En consecuencia, se plantea la necesidad de orientar las prácticas de manejo convencional hacia enfoques agroforestales que maximicen la biodiversidad del suelo.

Por otra parte, en la investigación de Zurita *et al.* (2021) se reportó la presencia de hongos ectomicorrícicos en la rizósfera de C. spinosa, principalmente basidiomicetos y especies de Rhizoctonia. No se detectaron hongos endomicorrícicos en las raíces analizadas. La inoculación con hongos micorrícicos, en combinación con la adición de materia orgánica al sustrato, tuvo un efecto positivo en el desarrollo de los plantones de *et al.* evidenciado por un incremento significativo en el volumen de producción.

2.5.2. Estudios del uso de endófitos de plantas medicinales en el mundo

En el estudio realizado por Al-Kahtani *et al.* (2020), se evaluaron endófitos bacterianos asociados a las plantas medicinales *Fagonia mollis* y *Achillea fragrantissima*, adaptadas a

condiciones áridas. Los aislamientos presentaron múltiples características PGP, incluyendo la producción de enzimas extracelulares, compuestos antagonistas, ácido indolacético (AIA), amoníaco y la solubilización de fosfatos. La inoculación de semillas de maíz con estos endófitos evidenció un incremento significativo en el crecimiento bajo condiciones normales. Entre las bacterias evaluadas, *Brevibacillus agri* y *Bacillus* sp. destacaron por su capacidad para mejorar el rendimiento y aumentar la biomasa del maíz, esto reflejaria su potencial aplicación en sistemas agrícolas destinados a optimizar la productividad y la salud de los cultivos.

En esta línea, Admassie *et al.* (2021) aislaron bacterias PGP tanto de la rizosfera como de tejidos endófitos de distintas partes de plantas de pimiento del sureste de Etiopía. Para identificar aquellas con capacidad promotora, se realizaron diversos ensayos, incluyendo la producción de ácido indolacético (AIA), la solubilización de fosfato, la formación de biopelículas, la producción de amoníaco, la síntesis de cianuro de hidrógeno y la actividad antagonista frente al fitopatógeno *Phytophthora capsici*. Las bacterias seleccionadas fueron posteriormente inoculadas en semillas de *Arabidopsis thaliana*, mostrando resultados significativos en los incrementos de la germinación, el vigor de la plántula y el crecimiento en comparación con las plantas control no tratadas.

2.5.3. Uso de los endófitos como PGP frente al estrés hídrico en cultivos

En la revisión realizada por Watts *et al.* (2023) se resalta que los endófitos desempeñan un papel fundamental en la promoción del crecimiento vegetal y en la mejora de la absorción de nutrientes, lo que repercute directamente en la calidad y productividad de los cultivos agrícolas. No obstante, los autores enfatizan la necesidad de profundizar en las investigaciones para comprender con mayor precisión las interacciones planta-endófito y los factores que las regulan. Este reto incluye la evaluación de diferentes métodos de inoculación, el mejoramiento de la eficacia de los endófitos, el análisis de sus posibles implicaciones en la salud humana y el diseño de estrategias que permitan su integración a gran escala en los sistemas agrícolas.

En esta línea, Naderi *et al.* (2022) estudiaron bacterias endófitas aisladas de la raíz y rizovaina de *Stipagrostis pennata*, identificando cepas pertenecientes a *Pseudomonas sp*. y *Pantoea agglomerans.* Los ensayos demostraron que estas bacterias contribuyen significativamente a mejorar la tolerancia a la sequía en cultivos no desérticos como el trigo que fue la planta usada en este estudio, además de mostrar un potencial destacado como biofertilizantes en regiones áridas y semiáridas. Los autores concluyen que la colonización endofítica no solo modifica la química de la planta hospedante en beneficio de su desarrollo, sino que también confiere a los endófitos una ventaja competitiva frente a otros microorganismos del entorno.

3. Hipótesis

- **Hipótesis alternativa (H_1):** Las bacterias endófitas aisladas de *Caesalpinia spinosa* tienen capacidad promotora de crecimiento vegetal a nivel *in vitro* y sobre *Zea mays* bajo estrés hídrico simulado, además de capacidad antagonista
- **Hipótesis nula (H_0):** Las bacterias endófitas aisladas de *Caesalpinia spinosa* no tienen capacidad promotora de crecimiento vegetal a nivel *in vitro* ni en *Zea mays* bajo estrés hídrico simulado y carecen de capacidad antagonista.

4. Objetivos

4.1 Objetivo general

Evaluar las bacterias endófitas aisladas de *Caesalpinia spinosa* proveniente del departamento de Ayacucho según su capacidad promotora de crecimiento vegetal (PGP), antagonista y su efecto frente al estrés hídrico simulado en *Zea mays.*

4.2 Objetivos específicos

- Aislar bacterias endófitas de *Caesalpinia spinosa* proveniente del distrito de Iguain en el departamento de Ayacucho.
- Determinar el potencial de capacidad fijadora de nitrógeno, solubilización de fosfato y potasio, producción de amoníaco y la tolerancia a un ambiente con estrés hídrico simulado a nivel *in vitro* por parte de las bacterias endófitas seleccionadas.
- Evaluar la capacidad antagonista de las bacterias endófitas seleccionadas.
- Determinar el efecto de las bacterias endófitas seleccionadas sobre la germinación de semillas de *Zea mays* en condiciones de estrés hídrico simulado.

5. Materiales y métodos

5.1 Área de estudio

Se recolectó muestras de *Caesalpinia spinosa* en el distrito Iguain ubicado en las siguientes coordenadas 12°59'31.99"S 74°12'36.82"W que está ubicado en la provincia de Huanta en Ayacucho, departamento del Perú (Figura 1).

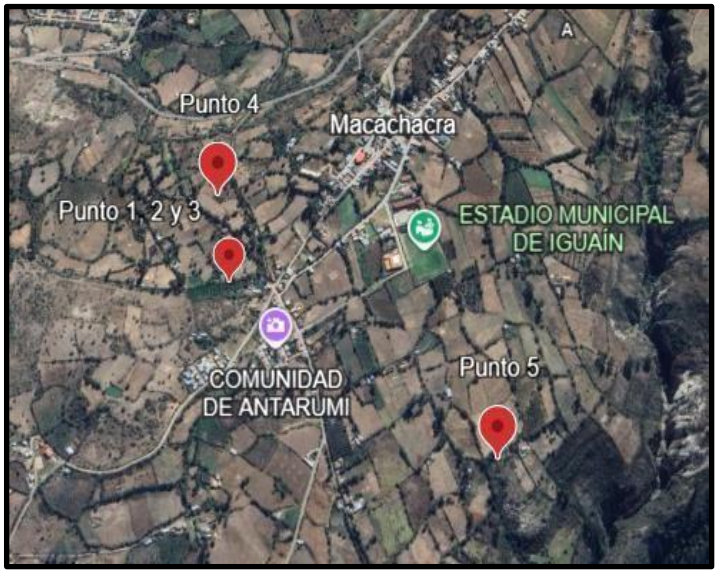


Figura 1. Ubicación geográfica del distrito Iguain y los puntos de muestreo de *C. spinosa* en el departamento de Ayacucho. Fuente: Elaboración propia mediante Google Earth (2026).

5.2 Diseño de estudio

El presente estudio tiene un diseño experimental de tipo exploratorio-explicativo. Los componentes exploratorios corresponden a las bacterias endófitas aisladas de los tejidos de plantas de *C. spinosa* provenientes del departamento de Ayacucho. En el ámbito explicativo, los componentes son las diferentes capacidades de las bacterias (antagonismo, solubilización de minerales inorgánicos, resistencia a estrés abiótico y promoción del crecimiento vegetal).

5.3 Población y muestreo

La recolección de 36 incluyendo raíz, hojas y flores— se realizó en cinco sitios de muestreo (P1–P5) seleccionados de manera estratégica para representar la variabilidad del cultivo. La selección de los sitios consideró dos variables principales: la edad del árbol, determinada según las indicaciones de los agricultores locales, y el tipo de cultivo adyacente a cada árbol muestreado, con el fin de explorar la posible influencia de estas variables sobre la diversidad de endófitos bacterianos aislados.

En cada sitio se muestrearon 3 individuos de *C. spinosa*, seleccionados de forma aleatoria. El número de árboles disponibles por punto fue limitado, dado que los individuos se encontraban dispuestos en hileras de parcela intercalados con el cultivo principal, variando entre 5 y 14 árboles por sitio (Tabla 1); en este contexto, los 3 individuos seleccionados por punto representaron entre el 21.4 % y el 60.0 % de la población accesible de *C. spinosa* en cada sitio, lo cual se consideró una cobertura representativa para los fines exploratorios del estudio.

De cada individuo se colectaron muestras de tejido (raíz, hoja y/o flor), seleccionadas también de forma aleatoria y sujetas a la disponibilidad de cada estructura —por ejemplo, la presencia de flor dependió del estado fenológico del árbol—, constituyendo el tejido vegetal la unidad de muestreo del presente estudio. Las muestras sanas se colocaron en bolsas Zipper estériles y fueron etiquetadas. Luego, se guardaron en una cámara fría portátil a una

temperatura de 4 °C aproximadamente, y posteriormente fueron transportadas a la Facultad de Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos.

Esta aproximación permitió obtener una muestra representativa de los diferentes estados de desarrollo y condiciones ambientales del cultivo (Tabla 1), además de brindar información para comprender cómo estas variables —edad del árbol y cultivo acompañante— afectan la diversidad de endófitos bacterianos aislados, y cómo influyen en los ensayos posteriores (Figura 2 y Figura 3).

Tabla 1. Puntos de muestreo y las características de cada planta de *C. spinosa* recolectada en Ayacucho

Punto de muestreo	Edad de la planta	Cultivo acompañante	N° árboles disponibles
P1	~ 6 años	Tuna (*O. ficus-indica*)	12
P2	~ 4 años	Tuna (*O. ficus-indica*)	5
P3	~ 10 años	Tuna (*O. ficus-indica*)	12
P4	~ 9 años	Maíz (*Z. mays*)	10
P5	~ 85 años	Tara (*C. spinosa*)	14

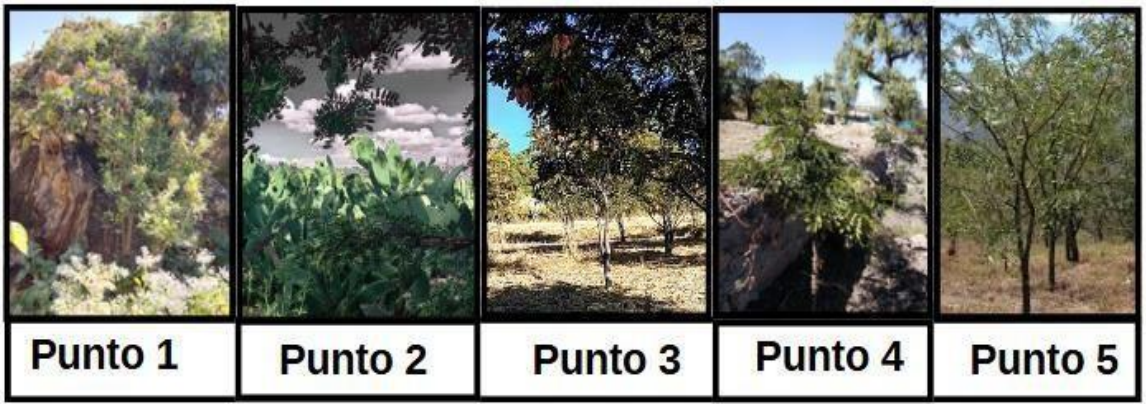


Figura 2. Puntos de muestreo de tejidos sanos de *C. spinosa*



Figura 3. Recolección de muestras de distintos tejidos sanos de *C. spinosa*

5.4 Aislamiento de bacterias endófitas

Para el aislamiento de las bacterias endófitas se procedió con la desinfección de los tejidos obtenidos (raíces, hojas, ramas, y frutos de *C. spinosa*). Este procedimiento consistió en lavar previamente los tejidos con agua de grifo, es preciso señalar que en el caso de las raíces se repitió el procedimiento por haber estado rodeado de suelo rizosférico. Las hojas se cortaron en dos segmentos (8 mm) de manera uniforme con un bisturí esterilizado de las porciones medias de las hojas sanas, incluyendo la nervadura central. Estos segmentos se esterilizaron superficialmente sumergiéndolos en soluciones de etanol al 70% durante 30 segundos, hipoclorito de sodio al 1.5% durante un minuto, etanol al 70% durante 15 segundos y finalmente, se lavó con agua destilada estéril tres veces (ALKahtani *et al.* 2020)

Una variación de este procedimiento se dio para la esterilización de las raíces, la cual consistió en utilizar una solución de etanol al 80%, la cual se aplicó por un minuto, seguida de hipoclorito de sodio al 2.5% por 1.5 minutos, luego, etanol al 70% durante 30 segundos y, finalmente, se lavó con agua destilada estéril tres veces (Zhao *et al.* 2024).

Del último lavado se extrajo 0.1 ml para ser sembrado por difusión en Agar Tripticasa de Soya (TSA) como control. Los segmentos esterilizados fueron triturados en 5 ml de solución salina utilizando un mortero estéril. Se sembró 0.1 ml por difusión en TSA. Se dejó incubar 5 días a una temperatura de 28°C. Se verificó la pureza del crecimiento bacteriano cada 3 días, finalmente se transfirió a nuevos cultivos para mantener la pureza de los aislamientos y que fueron almacenados a 4°C para estudios posteriores. Los cultivos bacterianos fueron monitoreados para verificar la pureza del crecimiento. Los cultivos puros fueron transferidos a nuevos medios para su conservación y almacenados a 4 °C (Philip *et al.* 2023).

La selección de los aislados destinados a los análisis posteriores se realizó con base en criterios funcionales, priorizando aquellos que presentaron potencial como promotores del crecimiento vegetal y tolerancia al estrés hídrico. Se evaluó la capacidad antagónica frente al hongo del género *Fusarium*, considerada como una característica funcional adicional de los aislados y no como un criterio de selección. Este enfoque permitió identificar bacterias endófitas con potencial aplicación en sistemas agrícolas sometidos a condiciones de disponibilidad hídrica limitada (Pavithra *et al.* 2022).

5.5 Ensayo de la fijación de nitrógeno

El potencial de fijación del nitrógeno inorgánico de las bacterias endófitas aisladas se evaluó *in vitro*, mediante la metodología de Jiménez (2011) para ello se utilizó el medio de cultivo libre de nitrógeno Ashby. Se sembró por el método del estriado en placas, luego se incubaron a 28°C durante 3 días. Pasado este tiempo se observaron y describieron las morfologías de las colonias desarrolladas. Se seleccionaron como representativas se basó en un criterio cualitativo de crecimiento y desarrollo visible en el medio Ashby, considerando que la sola capacidad de proliferar en ausencia de esta fuente de nitrógeno constituye un indicio preliminar de su potencial fijador de nitrógeno. Estas colonias seleccionadas se resembraron en el mismo medio para favorecer un mejor desarrollo con el fin de confirmar la estabilidad de este comportamiento, las colonias seleccionadas se resembraron sucesivamente

en el mismo medio Ashby, completando un total de seis resiembras, cada uno realizado por triplicado.

5.6 Ensayo de solubilización de fosfato

El potencial de solubilización de fosfato inorgánico de las bacterias endófitas aisladas se evaluó *in vitro*, mediante la metodología de Tejera (2013) utilizando el medio NBRIP. Las bacterias que fueron seleccionadas se inocularon conjuntamente en placas con el medio mencionado, sembrando cada una de las bacterias en una placa, para un total de seis placas (n=6 réplicas por bacteria). Luego se incubaron a 28 °C durante 7 días. Se midió cada 24 h el diámetro (mm) de la zona clara (halo de solubilización) y el diámetro de la colonia de cada bacteria, tomando dos diámetros perpendiculares por colonia para obtener un promedio por placa. El índice de solubilización de fosfato (ISP) se calculó con los valores registrados al día 7 de incubación, utilizando la fórmula: El índice de solubilidad (IS_P) se calculó utilizando la fórmula:

$$IS_P = D_{Zona\ clara}/D_{Colonia}$$

Las bacterias que mostraron una zona clara alrededor de la colonia fueron consideradas solubilizadoras de fosfato. Adicionalmente, se calculó la eficiencia de solubilización de fosfatos (P_E), utilizando la ecuación:

$$P_E = IS_P \times 100\%$$

Finalmente, se calculó el porcentaje de incremento del IS para ambos tipos de solubilización de fosfato para el final del día 7 de incubación (IS_f), comparándolo con el primer valor de IS obtenido (IS_0), según la siguiente fórmula

$$IS_{Var\%} = \left(\frac{IS_F - IS_0}{IS_0}\right) \times 100\%$$

5.7 Ensayo de solubilización de potasio

El potencial de solubilización de potasio inorgánico de las bacterias endófitas seleccionadas se evaluó ***in vitro***, empleando el medio de cultivo Alexandrov (Pirhadi ***et al.*** 2016) con azul de bromocresol (0.5%) como indicador. Los aislamientos bacterianos se inocularon en placas del medio mencionado, incubando cada placa a 28 °C durante 7 días. Se midió periódicamente el diámetro (mm) de las zonas con viraje a color verde alrededor de las colonias y de la colonia de cada bacteria. A partir de esto, se calculó el índice de solubilidad (IS_K) mediante la fórmula:

$$IS_K = D_{Zona\ clara}/D_{Colonia}$$

Adicionalmente, se calculó la eficiencia de solubilización de potasio (K_E), utilizando la ecuación:

$$KE = IS_K \times 100\%$$

Finalmente, se calculó el porcentaje de incremento del IS para el final del día 7 de incubación (IS_f), comparándolo con el primer valor de IS obtenido (IS_0), según la siguiente formula

$$IS_{Var\%} = \left(\frac{IS_F - IS_0}{IS_0}\right) \times 100\%$$

5.8 Capacidad de producción de amoníaco

La capacidad de producción de nitrógeno amoniacal se evaluó en las bacterias endófitas con la siguiente metodología con modificaciones (Alsharif *et al.* 2021). Primero, los aislamientos bacterianos seleccionados se inocularon en agua peptonada al 2%, incubando a 28 °C por 4 días en agitación a 140 5pm. Tras el periodo de incubación, los cultivos fueron centrifugados y filtrados, obteniendo alícuotas de 1 mL a las cuales se les aplicó 1,5 mL de reactivo de Nessler.

Las reacciones que generaron un color amarillo a parduzco se consideraron positivos de forma cualitativa y, adicionalmente, se midió su absorbancia a 450 nm, por triplicado. La concentración de amoníaco en cada caso se obtuvo a partir de una curva estándar que utilizó sulfato de amonio. Y los resultados se expresaron como concentración equivalente de NH_4^+.

5.9 Tolerancia al estrés hídrico simulado a nivel *in vitro*

Para observar la capacidad de tolerancia al estrés hídrico de los aislamientos bacterianos seleccionados se evaluó registrando su crecimiento en el medio TSB modificado añadiendo polietilenglicol de alto peso molecular (PEG-6000) para la inducción de estrés hídrico simulado con concentraciones de 10% y 20%. Cada cultivo fue incubado a 28 °C por 24 – 48 h en agitación a 200 rpm (Sandhya *et al.* 2009). El crecimiento bacteriano se estimó registrando la densidad óptica de los cultivos a 600 nm y se utilizó un cultivo sin PEG-6000 como control.

Se determinó el crecimiento relativo final a diferentes porcentajes hídricos utilizando la ecuación de Michel & Kaufmann (1973) en función del % de PEG:

$$\Psi = -(1{,}18 \times 10^{-2}) \times C - (1{,}18 \times 10^{-4}) \times C^2 + (2{,}67 \times 10^{-4}) \times C \times T + (8{,}39 \times 10^{-7}) \times C^2 \times T$$

donde:

Ψ: Potencial hídrico en MPa

C: Concentración de PEG-6000 en g/kg (≅ % p/v)

T: Temperatura en °C

Donde para realizar la conversión de las concentraciones empleadas, se consideró que, bajo la aproximación de una densidad cercana a 1 g/mL para las soluciones diluidas, 1 % (p/v) de PEG-6000 equivale aproximadamente a 10 g/kg. Por tanto, las concentraciones de 10 y 20 % (p/v) correspondieron aproximadamente a 100 y 200 g/kg, respectivamente. El resultado obtenido mediante la ecuación, expresado en bar, se convirtió a MPa dividiendo entre 10.

Tabla 2. Conversión de las concentraciones de PEG-6000 y estimación del potencial hídrico teórico mediante la ecuación de Michel & Kaufmann (1973) a 25 °C

PEG-6000	C (g/kg)	T (°C)	Ψ (bar)	Ψ (MPa)
10% (p/v)	100	25	−1,483	−0,148
20% (p/v)	200	25	−4,906	−0,491

El crecimiento neto, se utilizó en la siguiente fórmula:

$$OD600_{Neto} = OD600_{Final} - OD600_{Inicial}$$

El porcentaje de inhibición del crecimiento bacteriano a las distintas concentraciones de PEG-6000 al 10% y 20 %.

$$\text{Inhibición } (\%) = \left(\frac{OD_{Control} - OD_{PEG}}{OD_{Control}}\right) \times 100\%$$

donde:

OD_{PEG}: valor final de OD600 en el tratamiento con PEG

$OD_{Control}$: valor final de OD600 sin PEG

Finalmente, se clasificó la tolerancia al estrés hídrico simulado según el porcentaje de inhibición.

5.10 Actividad antagonista de las bacterias endófitas

La actividad antifúngica se demostró *in vitro* contra el hongo *Fusarium* spp. mediante el ensayo dual modificado (Silva *et al.* 2010). El cultivo fúngico se cultivó en Agar Papa Dextrosa (PDA) durante 7 días donde se cortaron discos fúngicos de 5 mm de diámetro y se colocaron en el centro de otra placa de PDA. A la vez, cada placa de PDA se inoculó cuatro

veces con cada aislamiento a probar, los cuales fueron reactivados previamente en agar tripticasa de soya (TSA), ubicando los inóculos alrededor del disco con micelio de forma simétrica, realizando toques en la superficie del medio con un asa estéril. Las placas se incubaron a 28 ± 2 °C durante 7 días y como control, se empleó una placa de PDA con únicamente el disco fúngico.

Para la evaluación se obtuvo los radios de crecimiento de la colonia del hongo enfrentado en cultivo dual y el porcentaje de inhibición que se calculó de acuerdo con la fórmula del Porcentaje de Inhibición de Crecimiento Radial (PICR).

$$\text{PICR } (\%) = \left(\frac{R_1 - R_2}{R_1}\right) \times 100\%$$

donde:

R_1 es el radio mayor (radio de la colonia del hongo en la placa control)

R_2 es el radio menor (radio de la colonia del hongo en enfrentamiento con el antagonista).

5.11 Efecto de las bacterias endófitas seleccionadas sobre la germinación, crecimiento y vigor de *Zea mays* en condiciones de estrés hídrico simulado *in vitro*

Se recolectaron semillas de maíz blanco (*Z. mays*) provenientes del departamento de Ayacucho. Las semillas fueron sometidas a un proceso de desinfección superficial mediante inmersión en etanol al 70 % durante 10 minutos, seguido de hipoclorito de sodio al 2 % durante 15 minutos. Tras la desinfección, las semillas fueron lavadas cuatro veces con agua destilada estéril con el fin de eliminar residuos del agente desinfectante (ALKahtani *et al.* 2020)

El experimento se estableció bajo un diseño completamente al azar (DCA), con arreglo de tratamientos resultante de combinar siete niveles de inoculación bacteriana (control sin bacteria + las bacterias seleccionadas) y dos niveles de estrés hídrico simulado (sin PEG-6000 / con PEG-6000), conforme al esquema presentado en la Tabla 3, generando un total de 14 combinaciones de tratamiento. La placa Petri (conteniendo 20 semillas de *Z. mays*) constituyó la unidad experimental. Cada combinación de tratamiento se evaluó por triplicado, resultando en un total de 42 placas Petri (unidades experimentales), equivalentes a 840

semillas evaluadas en el ensayo (14 tratamientos × 3 réplicas × 20 semillas/placa). Dentro de cada placa, las semillas se consideraron subunidades, cuyos valores fueron promediados a nivel de placa antes del análisis estadístico, evitando así la pseudorreplicación. El número de réplicas (n = 3) se estableció conforme al mínimo recomendado para análisis de varianza en ensayos de germinación en placa (Shahid *et al.* 2022).

Tabla 3. Esquema de tratamientos de la semilla (*Z. mays*) frente al estrés hídrico simulado inducido por PEG-6000

Tratamiento	PEG-6000	Bacteria
Control absoluto	No	No
Estrés hídrico	Sí	No
Bacteria sin estrés	No	Sí
Bacteria + PEG 6000	Sí	Sí

Las bacterias endófitas se cultivaron en caldo TSB a 28 °C por 24 h en agitación a 180 rpm, tras lo cual, las semillas se cubrieron con 15 mL de esta suspensión microbiana (Shahid *et al.* 2022). Se contaron las semillas germinadas en cada placa y se evaluaron las plántulas de cada placa para medir la longitud total (longitud del brote y la raíz), después de 14 días de incubación a 28 °C.

El porcentaje de germinación se calculó con la siguiente fórmula:

$$\text{Germinación } (\%) = \frac{n}{N} \times 100\%$$

donde:

n: número de semillas germinadas después de 14 días

N: número total de semillas

El índice de vigor se calculó con la siguiente fórmula:

$$\text{Índice de vigor} = \text{Germinación } (\%) \times \text{longitud de la planta}$$

5.12 Análisis estadístico

Del total de aislados bacterianos evaluados cualitativamente por su capacidad de fijación de nitrógeno, aquellos con resultado positivo fueron seleccionados para las evaluaciones cuantitativas posteriores: solubilización de fósforo, producción de nitrógeno amoniacal, tolerancia al estrés hídrico simulado inducido por PEG-6000 (10% y 20%), y efecto sobre el crecimiento de plántulas mediante inoculación in vivo. Los datos se procesaron en Minitab y Microsoft Excel 2016, con tres réplicas por tratamiento, y se expresaron como media ± desviación estándar (DE).

Dado el reducido número de réplicas por tratamiento (n=3), lo que limita la potencia de las pruebas de supuestos evaluadas por grupo de forma aislada, la normalidad y la homogeneidad de varianzas se evaluaron sobre los residuos del modelo global de cada ensayo (Shapiro-Wilk y Levene, respectivamente), alcanzando tamaños muestrales totales de N=18 para solubilización de fósforo, producción de amoníaco y tolerancia al estrés hídrico simulado, y N=42 para inoculación *in vivo*. Este enfoque permitió una evaluación más robusta de los supuestos estadísticos que el análisis independiente por grupo. No obstante, reconociendo esta limitación inherente al diseño, se adoptó un criterio conservador: cualquier indicio de desviación de los supuestos —aun sin significancia estadística formal— se resolvió optando por pruebas no paramétricas.

Cuando se cumplieron los supuestos de normalidad y homocedasticidad, las diferencias entre tratamientos se evaluaron mediante ANOVA de una vía, seguido de la prueba de Tukey para comparaciones post hoc. En caso contrario, se aplicó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis, complementada con comparaciones múltiples de Dunn.

Para el ensayo de inoculación *in vivo* se realizó adicionalmente un análisis factorial, con el aislamiento bacteriano (incluyendo el control sin inóculo) y el nivel de estrés hídrico simulado inducido por PEG-6000 al 0% y 20% como factores fijos, con el fin de evaluar sus

efectos principales y su interacción sobre la germinación y la longitud de plántula. Por su naturaleza binaria (germinó/no germinó), la germinación se analizó mediante un Modelo Lineal Generalizado (GLM) con distribución binomial y función de enlace logit. La longitud de plántula se evaluó mediante ANOVA factorial de dos vías; ante indicios de desviación de los supuestos de normalidad y/u homocedasticidad de los residuos, este análisis se complementó con la prueba no paramétrica de ANOVA factorial de dos vías. Cuando se detectaron efectos significativos (aislamiento, nivel de estrés hídrico simulado o su interacción), se aplicaron comparaciones post hoc mediante la prueba de Tukey. En todos los casos se consideró un nivel de significancia $\alpha = 0,05$.

6. Resultados

6.1 Aislamiento de endófitos

A partir de los diferentes tejidos de *C. spinosa* se obtuvieron un total de 47 aislamientos bacterianos endófitos, los controles de esterilización superficial no mostraron crecimiento microbiano, confirmando el origen endófito de los aislamientos, distribuidos en 48.94% (23/47) provenientes de raíces, 31.91% (15/47) de hojas y 19.15% (9/47) de flores, frutos y semillas. A su vez, 14.89% (7/47) bacterias provienen del punto 1; 10.64% (5/47) bacterias del punto 2; 25.53% (12/47) bacterias del punto 3; 12.77% (6/47) bacterias del punto 4 y 36.17% (17/47) bacterias del punto 5. Tras el aislamiento y la purificación, la caracterización mediante tinción de Gram mostró que el 78,7 % (37/47) de los aislamientos eran Gram positivos y el 21,3 % (10/47) Gram negativos, indicando una predominancia de bacterias Gram positivas en los tejidos muestreados (Tabla 3). La diversidad morfológica de los endófitos aislados incluyó cocos, diplococos y bacilos. En cuanto a la morfología colonial, el aislamiento P5RB fue el único que presentó pigmentación, exhibiendo un color naranja oscuro, revelando características fenotípicas distintivas respecto a los demás aislamientos.

Tabla 4. Punto de muestreo y características fenotípicas de los aislamientos bacterianos endófitos de *C. spinosa* obtenidos de Ayacucho

Código	Punto de muestreo					Tejido			Gram	Micro morfología	Macromorfología	
	P1	P2	P3	P4	P5	Foliar	Radicular	Floral			Color	Forma
P1HJ	1					1			+	Bacilar	Blanco	Puntiforme
P1HJ-1	1					1			+	Cocoide	Blanco	Circular
P1HJ-2	1					1			+	Bacilar	Blanco	Circular
P1HJ-3	1					1			+	Bacilar	Amarillo	Circular
P1RV	1						1		–	Bacilar	Beige	Puntiforme
P1RU	1						1		–	Bacilar	Beige	Puntiforme
P1RW	1						1		+	Bacilar	Beige	Filamentosa
P2RA-1		1					1		+	Cocoide	Blanco	Circular

P2RA-2	1				1			+	Bacilar	Blanco	Circular
P2RA-3	1				1			+	Cocoide	Blanco	Circular
P2RA-4	1				1			+	Bacilar	Blanco	Filamentosa
P2RA-5	1				1			+	Bacilar	Blanco	Puntiforme
P3FlC		1				1		–	Bacilar	Beige	Circular
P3FlE		1				1		–	Bacilar	Beige	Puntiforme
P3FlE-1		1				1		+	Cocoide	Amarillo	Circular
P3HI		1		1				+	Bacilar	Blanco	Circular
P3HI-1		1		1				+	Bacilar	Beige	Circular
P3HI-2		1		1				+	Cocoide	Beige	Circular
P3HG		1		1				+	Cocoide	Blanco	Puntiforme
P3RP		1			1			+	Bacilar	Naranja	Circular
P3RQ		1			1			+	Cocoide	Blanco	Circular
P3RQ-1		1			1			+	Bacilar	Beige	Circular
P3RQ-2		1			1			+	Bacilar	Blanco	Puntiforme
P3RS		1			1			+	Cocoide	Blanco	Circular
P4RK			1		1			+	Cocoide	Blanco	Puntiforme
P4RW			1		1			+	Cocoide	Blanco	Puntiforme
P4HB			1	1				+	Bacilar	Amarillo	Circular
P4HB-2			1	1				+	Bacilar	Beige	Filamentosa
P4HB-3			1	1				+	Cocoide	Beige	Circular
P4RZ			1		1			–	Bacilar	Blanco	Circular
P5FlF				1			1	–	Bacilar	Beige	Circular
P5FT				1			1	+	Cocoide	Blanco	Puntiforme
P5HL				1	1			+	Bacilar	Beige	Circular
P5HM				1	1			+	Bacilar	Beige	Circular
P5HN				1	1			+	Cocoide	Blanco	Circular
P5HH				1	1			–	Bacilar	Blanco	Circular
P5HÑ				1	1			+	Bacilar	Beige	Filamentosa
P5HÑ-1				1	1			+	Cocoide	Blanco	Circular

P5HO					1	1			+	Bacilar	Blanco	Circular
P5HO-1					1	1			+	Bacilar	Beige	Circular
P5RW-1					1		1		+	Cocoide	Blanco	Circular
P5RY					1		1		–	Bacilar	Blanco	Puntiforme
P5RW					1		1		–	Bacilar	Blanco	Puntiforme
P5RT					1		1		+	Bacilar	Blanco	Puntiforme
P5RB					1		1		–	Bacilar	Marrón	Circular
P5RC					1		1		+	Cocoide	Amarillo	Circular
P5RD					1		1		+	Bacilar	Blanco	Circular
Total	7	5	12	6	17	19	23	5	47	–	–	–

Nota. (+): Gram positiva. (–): Gram negativa.

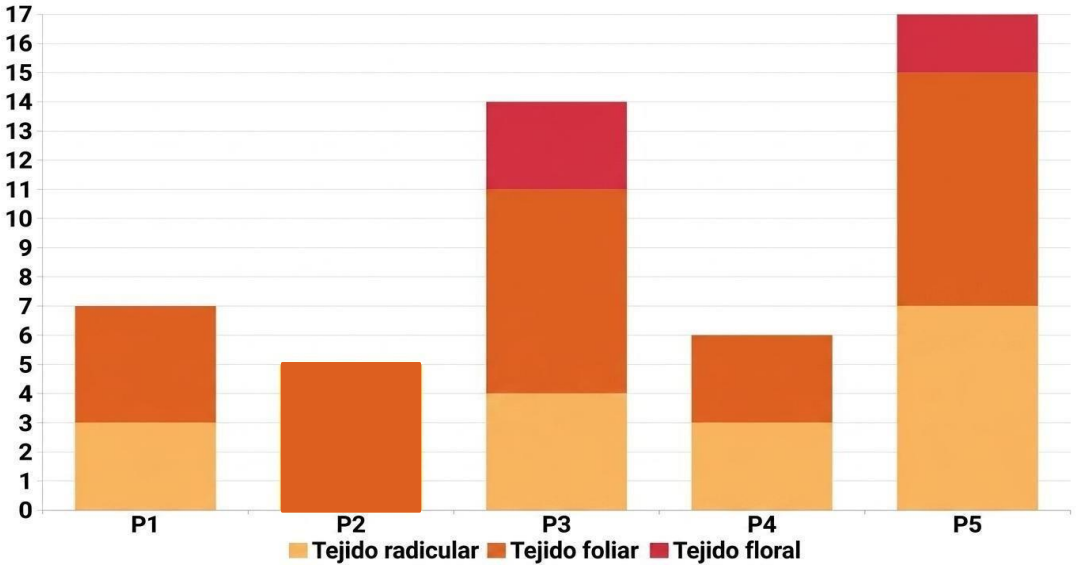


Figura 4. Total de bacterias endófitas aisladas por punto de muestreo (P) según el tipo de tejido vegetal.

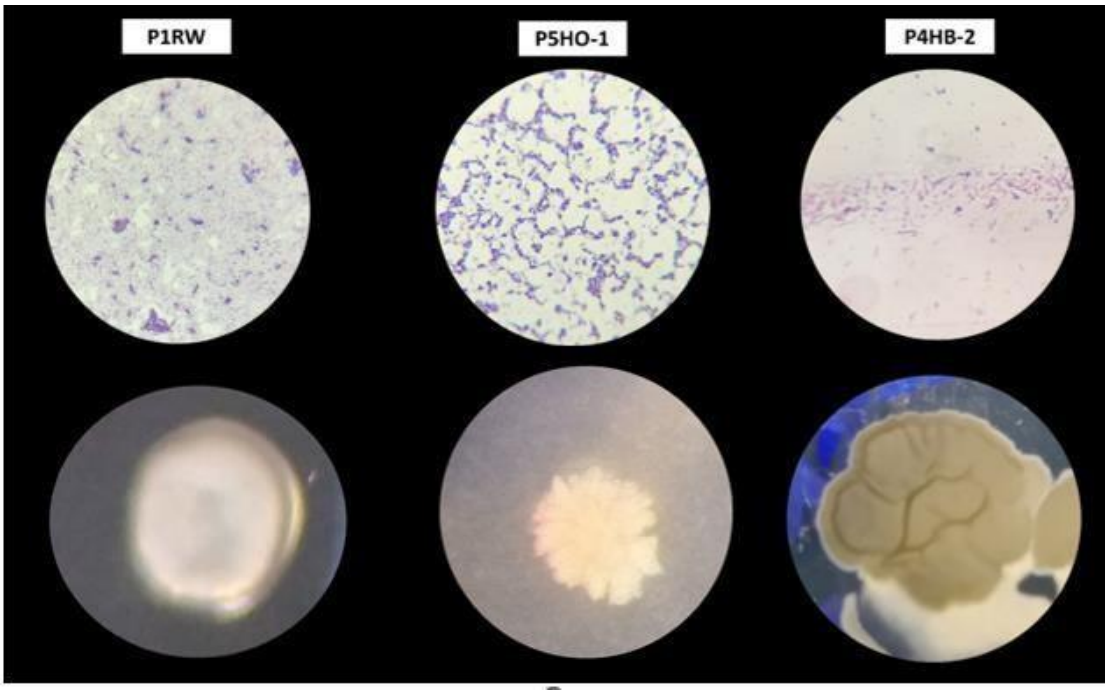


Figura 5. Coloración Gram y morfología macroscópica de bacterias endófitas aisladas de *C. spinosa* (P1RW, P5H0-1 y P4HB-2) en TSA.

6.2 Ensayo de fijación de nitrógeno

Del total de 47 bacterias endófitas aisladas a partir de los tres tejidos vegetales evaluados (raíces, hojas e inflorescencias), 32% (15/47) aislamientos bacterianos presentaron capacidad potencial de fijación biológica de nitrógeno (FBN) *in vitro*, evidenciada por su crecimiento consistente en el medio libre de nitrógeno Ashby, evaluado por triplicado (Tabla 4). Entre los aislamientos positivos, 46,7% (7/15) correspondieron a raíces; 40% (6/15), a hojas y 13,3% (2/15) a inflorescencias, indicando una mayor prevalencia de bacterias fijadoras asociadas al tejido radical.

En cuanto a la distribución por puntos de muestreo, se obtuvo un aislamiento de raíz y uno de hoja en el Punto 1 13,3% (2/15); un aislamiento de raíz en el Punto 2 6,6% (1/15); dos de raíz, dos de hoja y uno de inflorescencia en el Punto 3 33,3% (5/15); un aislamiento de hoja en el Punto 4 6,6% (1/15); y tres de raíz, dos de hoja y uno de inflorescencia en el Punto 5 40%

(6/15). La que más destaca es el Punto 5 por la cantidad de asilados y la variedad de tejidos que dieron positivo en la prueba (Figura 6).

Tabla 5. Capacidad fijadora de nitrógeno de los aislamientos endófitos de *C. spinosa*

Código	Punto de muestreo					Tejido			Fijación de nitrógeno
	P1	P2	P3	P4	P5	Foliar	Radicular	Floral	
P1HJ	1					1			–
P1HJ-1	1					1			+
P1HJ-2	1					1			–
P1HJ-3	1					1			–
P1RV	1						1		–
P1RU	1						1		–
P1RW	1						1		+
P2RA-1		1					1		–
P2RA-2		1					1		–
P2RA-3		1					1		+
P2RA-4		1					1		–
P2RA-5		1					1		–
P3FlC			1					1	–
P3FlE			1					1	–
P3FlE-1			1					1	–
P3HI			1			1			+
P3HI-1			1			1			–
P3HI-2			1			1			–
P3HG			1			1			–
P3RP			1				1		+
P3RQ			1				1		–
P3RQ-1			1				1		–
P3RQ-2			1				1		–

P3RS			1				1		–
P4RK				1			1		–
P4RW				1			1		–
P4HB				1		1			–
P4HB-2				1		1			+
P4HB-3				1		1			–
P4RZ				1			1		–
P5FlF					1			1	+
P5FT					1			1	+
P5HL					1	1			–
P5HM					1	1			–
P5HN					1	1			–
P5HH					1	1			+
P5HÑ					1	1			–
P5HÑ-1					1	1			–
P5HO					1	1			–
P5HO-1					1	1			+
P5RW-1					1		1		+
P5RY					1		1		–
P5RW					1		1		–
P5RT					1		1		+
P5RB					1		1		+
P5RC					1		1		+
P5RD					1		1		+
Total	7	5	12	6	17	19	23	5	15

Nota. (+): Positivo para fijación de nitrógeno.

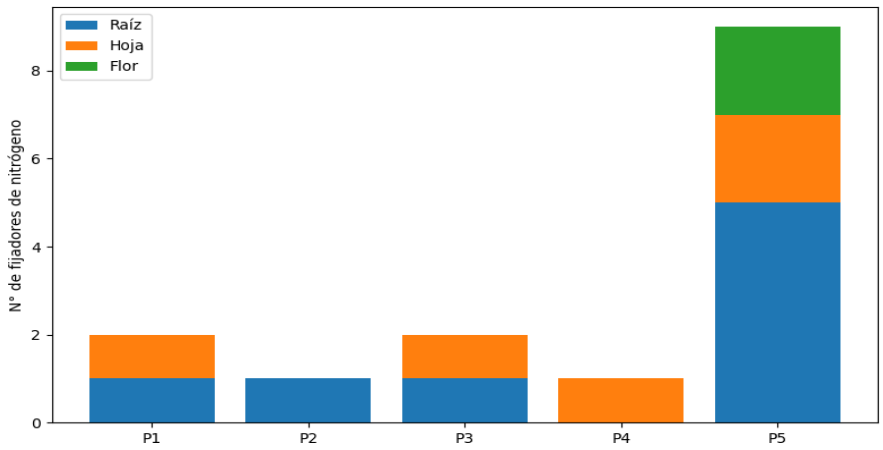


Figura 6. Puntos de muestreo y tipos de tejido vegetal a partir de los cuales se obtuvieron bacterias endófitas fijadoras de nitrógeno



Figura 7. Crecimiento del aislamiento P5RB medio Ashby, incubado a 28 °C por 72 h.

6.3 Ensayo de solubilización de fosfato

De las 15 bacterias endófitas aisladas con capacidad de fijación biológica de nitrógeno, el 60% (9/15) mostraron actividad solubilizadora de fosfato en el medio NBRIP–dicálcico, evidenciada por la formación de halos claros alrededor de las colonias (Figura 8).

El aislamiento que presentó el índice de solubilización (IS_P) más alto en este medio fue P5RB (1,86 $\pm$ 0,82), con una diferencia significativa ($p < .001$) sobre el resto de los aislamientos con actividad, seguido muy de cerca por el aislamiento P4HB-2 (1,79 $\pm$ 2,04). Con base en este primer tamizaje, los nueve aislamientos fueron posteriormente evaluados en medio NBRIP–tricálcico, que representa una condición de mayor insolubilidad del fosfato. En estas condiciones, solo 66,7% (6/9) bacterias formaron halos de solubilización (Tabla 5),

lo que confirma su capacidad para actuar sobre fuentes de fosfato más recalcitrantes.

Además, se determinó el porcentaje de incremento del IS respecto al día inicial para ambos medios. En NBRIP–dicálcico, destacaron los aislamientos P5RB (44,3%), P4HB-2 (50%) y P3HI (47,1%), mientras que en NBRIP–tricálcico las bacterias con mayor incremento relativo fueron P3HI (60,7%), P4HB-2 (66,5%) y P5HO-1 (68,7%) (Figura 9 y Figura 10).

Tabla 6. Índice de solubilización (IS) de fosfatos dicálcico y tricálcico de los aislamientos obtenidos de *C. spinosa* en medios NBRIP-dicálcico y NBRIP-tricálcico incubados por 7 días a 28 °C

Código	Índice de solubilización de fosfato dicálcico	Índice de solubilización de fosfato tricálcico
P1HJ-1	1,47 ± 1,54 ^{cd}	1
P1RW	1,62 ± 0,94^{bc}	1,47 ± 0,79^{b}
P2RA-3	1	---
P3HI	1,59 ± 1,31^{bc}	1,80 ± 1,50^{a}
P3RP	1	---
P4HB-2	1,79 ± 2,04^{ab}	2,00 ± 1,46^{a}
P5FlF	1	---
P5FT	1,41 ± 1,25 ^{d}	1
P5HH	1	---
P5HO-1	1,61 ± 1,26^{bc}	2,01 ± 1,37^{a}
P5RW-1	1,51 ± 1,45^{c}	1,75 ± 0,79^{a}
P5RT	1	---
P5RB	1,86 ± 0,82^{a}	1,86 ± 0,43^{a}
P5RC	1	---
P5RD	1,57 ± 1,36 ^{cd}	1

Nota. Dentro de un mismo tratamiento, las medidas que no comparten

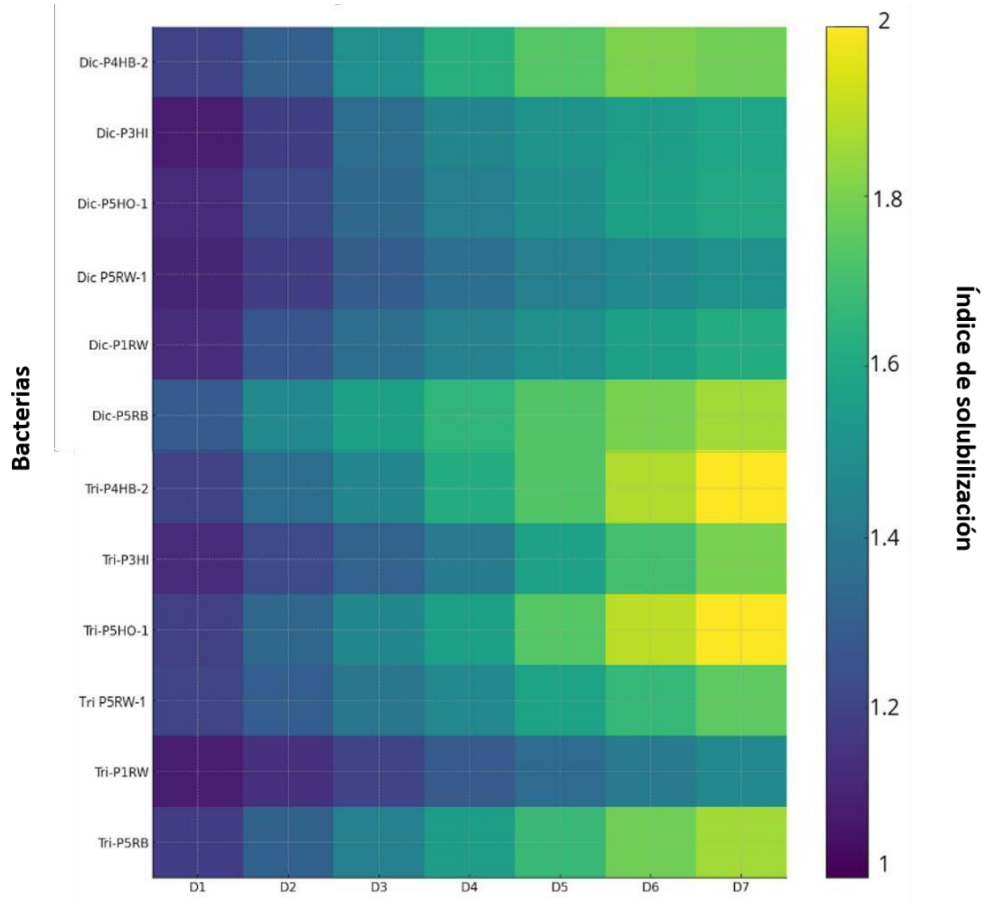


Figura 8. Mapa de calor del índice de solubilización (IS) de fosfato dicálcico y tricálcico durante 7 días en medio NBRIP-dicálcico y NBRIP-tricálcico a 28°C.

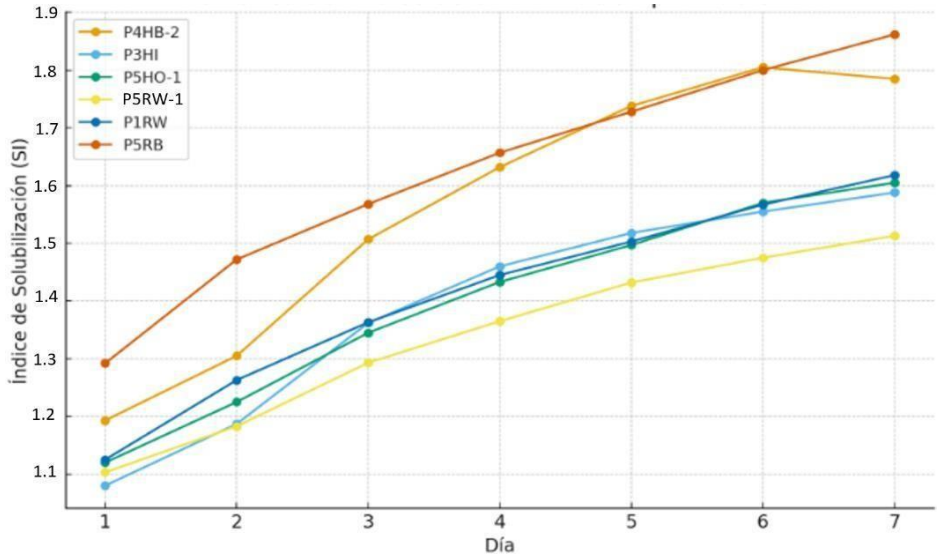


Figura 9. Variación del índice de solubilización (IS) de fosfato dicálcico en medio NBRIP-dicálcico durante 7 días a 28°C.

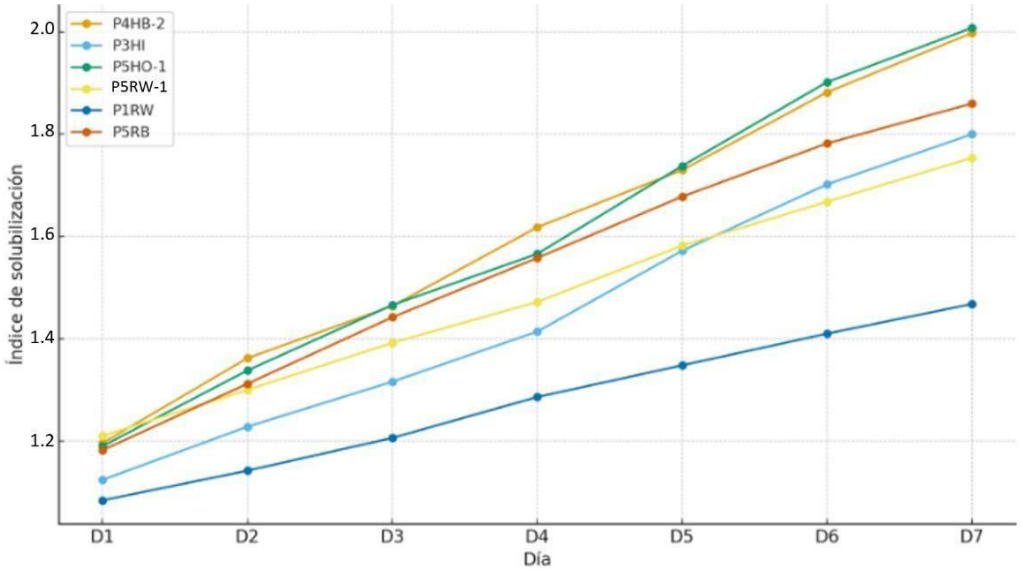


Figura 10. Variación del índice de solubilización (IS) de fosfato tricálcico en medio NBRIP-tricálcico durante 7 días a 28°C.

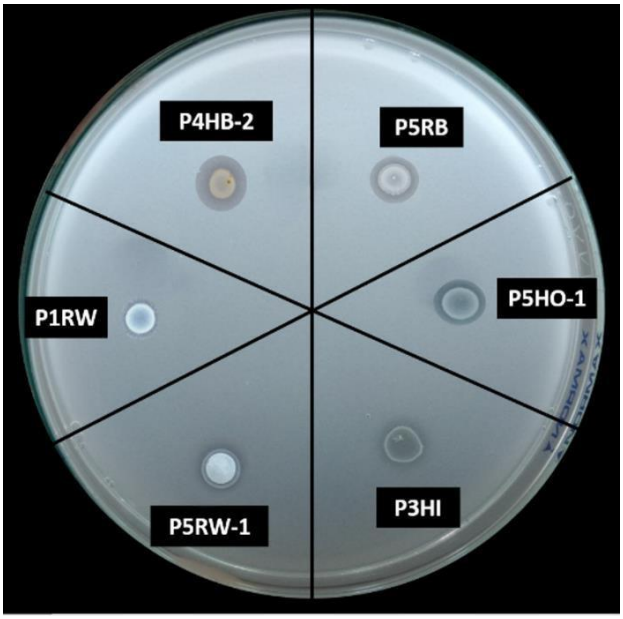


Figura 11. Halos de solubilización de fosfato de los aislamientos P1RW, P3HI, P4HB-2, P5HO-1, P5RB, P5RW-1 en medio NBRIP-tricálcico tras 7 días a 28 °C.

6.4 Ensayo de solubilización de potasio

Con los seis aislamientos endófitos seleccionados a partir de las pruebas previas, se evaluó su capacidad para solubilizar potasio mediante el medio Aleksandrov suplementado con el indicador azul de bromocresol.

Solo el 33,3% (2/6) aislamientos (desarrollaron halos de solubilización, lo cual evidencia su capacidad para movilizar potasio a partir del feldespato potásico, una de las fuentes minerales más insolubles. La formación del halo se atribuye a la producción de ácidos orgánicos por parte de los microorganismos, los cuales disminuyen el pH del medio; esta acidificación genera un cambio de color del indicador y favorece la liberación de iones K^+ (Figura 14).

A partir de estos halos se determinó el índice de solubilización de potasio (IS_K), obteniéndose valores de 1,79 $\pm$ 0,94 para el aislamiento P5RB y 1,72 $\pm$ 0,84 para P4HB-2, que representan una actividad solubilizadora relevante en condiciones *in vitro* (Tabla 6).

Y se calculó el porcentaje de incremento del índice de solubilización respecto al día inicial, siendo 37,7% para P5RB y 31,5% para P4HB-2 (Figura 13).

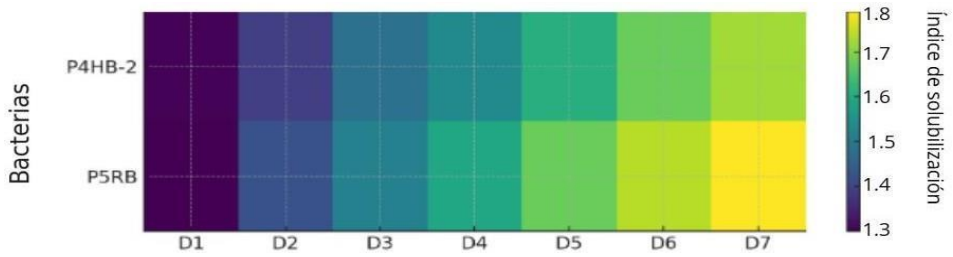


Figura 12. Mapa de calor del índice de solubilización (IS) del potasio durante 7 días en medio Alexandrov a 28°C.

Tabla 7. Índice de solubilización (IS) de potasio de los aislamientos obtenidos de *C. spinosa* en medio Aleksandrov incubados por 7 días a 28 °C

Código	Índice de solubilización de potasio
P1RW	1
P3HI	1
P4HB-2	1,72 ± 0,84
P5HO-1	1
P5RW-1	1
P5RB	1,79 ± 0,94

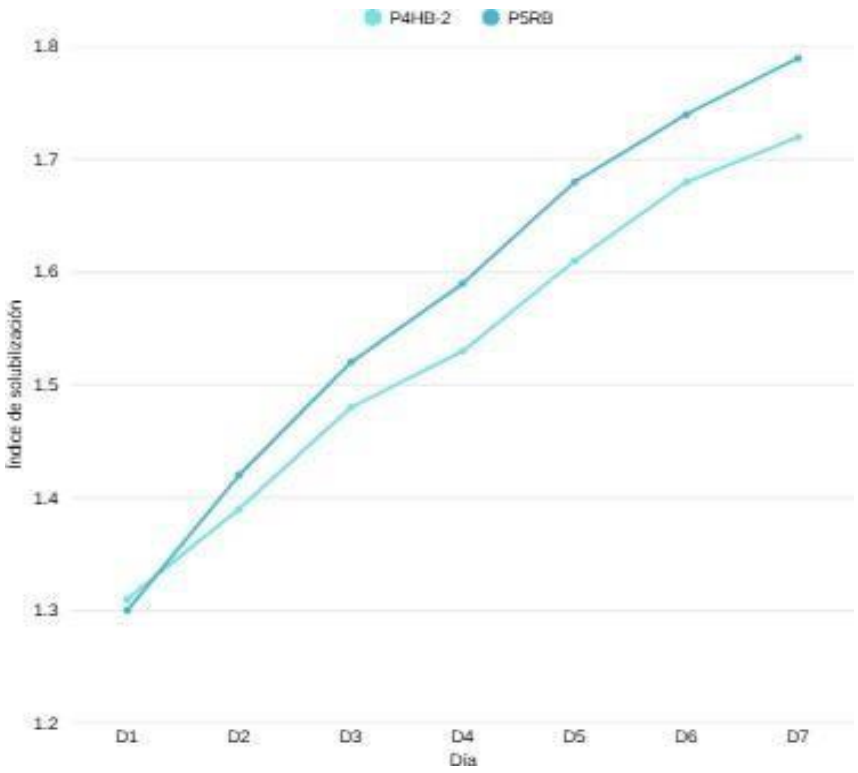


Figura 13. Variación del índice de solubilización (IS) de potasio en medio Aleksandrov durante 7 días a 28 °C.

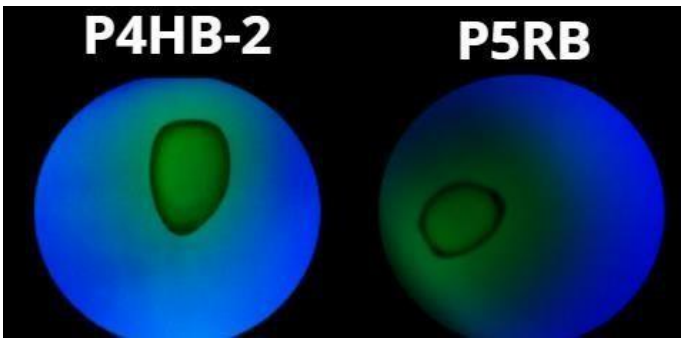


Figura 14. Formación del halo verde por solubilización de potasio de los aislamientos P4HB-2 y P5RB en medio Aleksandrov tras 7 días a 28 °C.

6.5 Capacidad de producción de amoníaco

Para evaluar la capacidad de producción de amoníaco de las seis bacterias endófitas seleccionadas, se realizó una prueba cualitativa y una cuantitativa. Cabe precisar que este ensayo evalúa la amonificación, es decir, la liberación de amoníaco a partir de la degradación de compuestos nitrogenados orgánicos presentes en la peptona, y no debe confundirse con la fijación biológica de nitrógeno atmosférico (N_2), proceso que depende de la enzima nitrogenasa y se determina mediante técnicas específicas. La evaluación cualitativa se llevó a cabo mediante la adición del reactivo de Nessler al sobrenadante obtenido tras cuatro días de incubación en agua peptonada, observándose un viraje característico a marrón rojizo, indicativo de la presencia de compuestos amoniacales. Cinco aislamientos resultaron positivos en esta prueba: P1RW, P5HO-1, P5RW-1, P5RB y P4HB-2, siendo la mayoría de las bacterias evaluadas las que poseen capacidad metabólica para desaminar compuestos nitrogenados y liberar amoníaco al medio (Figura 16). Posteriormente, la cuantificación del amoníaco producido se determinó mediante espectrofotometría a 450 nm (A_{450}), utilizando una curva estándar para la estimación de la concentración de amonio (µg/mL). La curva de calibración mostró una relación lineal en el rango de 10 – 200 µg/mL ($R^2 = 0,97$).

Se calculó la concentración de amoníaco liberado por los cultivos bacterianos tras 24 h en incubación en agua peptonada (2 %) (Figura 15). En esta evaluación, las bacterias que

mostraron los niveles más altos de producción de amoníaco fueron P4HB-2 (120,07 ± 0,60 µg/mL), P5RW-1 (109,39 ± 0,60 µg/mL) y P5RB (105,97 ± 0,40 µg/mL). A nivel estadístico, existen diferencias significativas ($p < 0,001$) entre las medias de los tres aislamientos mencionados, manteniendo el orden indicado (Tabla 7). La prueba de comparación de medias mostró que P4HB-2, P5RW-1 y P5RB difirieron significativamente entre sí (letras a, b y c, respectivamente; $p < 0,05$), superando al resto de los aislamientos evaluados.

Tabla 8. Bacterias endófitas aisladas de *C. spinosa* con capacidad de producción de nitrógeno amoniacal

Código	Viraje	Color	Producción de NH_4^+ (μg/mL)
P1RW	++	Naranja	$38,78 \pm 0,40^{d}$
P3HI	+	Amarillo	$6,50 \pm 0,60^{e}$
P4HB-2	++	Naranja	$120,07 \pm 0,60^{a}$
P5HO-1	++	Naranja	$40,49 \pm 1,99^{d}$
P5RW-1	++	Naranja	$109,39 \pm 0,60^{b}$
P5RB	+++	Rojo	$105,97 \pm 0,40^{c}$

Nota. (+): Poco o nulo viraje con el reactivo de Nessler. (++): Viraje medio con el reactivo de Nessler. (+++): Viraje alto con el reactivo de Nessler. En los datos, letras iguales corresponden a medias similares ($p > 0,05$).

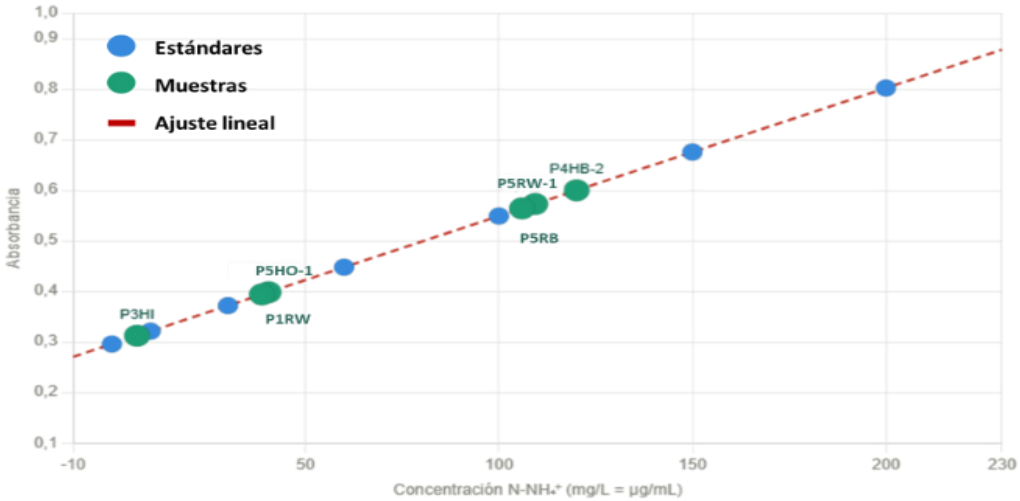


Figura 15. Mediciones de A_{450} ubicadas en la curva estándar de concentración de NH_4^+.

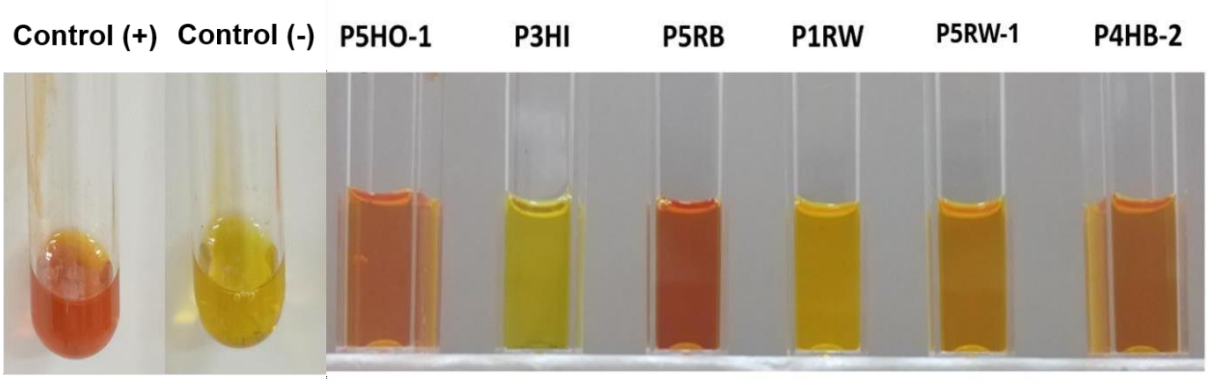


Figura 16. Evaluación por colorimetría, se ve el viraje del color al reaccionar el sobrenadante con el reactivo Nessler después de un minuto.

6.6 Tolerancia al estrés hídrico

Se evaluó la tolerancia de seis bacterias endófitas seleccionadas a condiciones de estrés hídrico simulado *in vitro* mediante la adición de polietilenglicol (PEG-6000) al 10% y 20% en medio TSB, con mediciones a las 24 y 48 horas. Dado que los datos de crecimiento neto no cumplieron con el supuesto de normalidad, se aplicó una transformación de raíz cuadrada previa al análisis de varianza (ANOVA de un factor), y se complementó con la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis para confirmar las diferencias entre bacterias.

En el ensayo con TSB + PEG-6000 al 10%, las bacterias que mostraron un mayor crecimiento neto a las 24 h fueron P5RW-1, P1RW y P5HO-1, con valores de 0,388, 0,450 y 0,335, respectivamente, diferencias que resultaron estadísticamente significativas (ANOVA, $p < 0,001$; Kruskal-Wallis, $H = 12,88$; $p = 0,025$). A las 48 h, P5RW-1 y P1RW continuaron destacándose, registrando un crecimiento neto de 0,445 y 0,480, respectivamente (Tabla 8), pero con el ascenso de P5RB con un crecimiento neto de 0,439 diferencias también significativas (ANOVA, $p < 0,001$; Kruskal-Wallis, $H = 15,08$; $p = 0,010$).

En el ensayo con TSB + PEG-6000 al 20%, a las 24 h, las bacterias que mostraron mejor crecimiento neto fueron P4HB-2, P5HO-1 y P5RW-1, con valores de 0,298, 0,315 y 0,289, respectivamente (Figura 17) con diferencias significativas entre bacterias (ANOVA, $p < 0,001$; Kruskal-Wallis, $H = 15,39$; $p = 0,009$). A las 48 h, el crecimiento neto más destacado correspondió a P4HB-2, P5HO-1 y P5RB, con valores de 0,373, 0,361 y 0,385,

respectivamente (Figura 18) diferencias igualmente significativas (ANOVA, $p < 0,001$; Kruskal-Wallis, $H = 14,71$; $p = 0,012$).

Además, se calculó el porcentaje de inhibición del crecimiento bajo estrés hídrico simulado. En TSB + PEG-6000 al 10% a las 24 h, las bacterias con menor inhibición fueron P5HO-1, P5RW-1 y P1RW, registrando 47,79%, 44,39% y 41,58%, respectivamente (Tabla 9). A las 48 h, P4HB-2, P1RW y P5RB presentaron valores de inhibición de 68,62%, 61,36% y 61,71%.

En el medio TSB + PEG-6000 al 20%, las bacterias con menor inhibición a las 24 h fueron P5HO-1, P5RW-1 y P5RB, con 50,86%, 58,62% y 65,18%, mientras que a las 48 h los valores correspondieron a P4HB-2, P5HO-1 y P5RB, con 64,28%, 76,84% y 66,42%, respectivamente. El resumen de estos se encuentra en las Figuras 19 y 20.

Tabla 9. Densidad óptica de bacterias endófitas aisladas de *C. spinosa* con PEG-6000 al 10% y 20%

Código	OD600 sin estrés		OD600 + PEG-6000 (10%)		OD600 + PEG-6000 (20%)	
	24 horas	48 horas	24 horas	48 horas	24 horas	48 horas
P1RW	$0,770 \pm 0,03^{a}$	$1,243 \pm 0,05^{d}$	$0,450 \pm 0,03^{a}$	$0,480 \pm 0,05^{a}$	$0,167 \pm 0,01^{c}$	$0,248 \pm 0,01^{c}$
P3HI	$0,773 \pm 0,02^{a}$	$1,343 \pm 0,04^{c}$	$0,216 \pm 0,02^{c}$	$0,260 \pm 0,01^{d}$	$0,222 \pm 0,04^{b}$	$0,258 \pm 0,02^{c}$
P4HB-2	$0,785 \pm 0,01^{a}$	$1,044 \pm 0,02^{f}$	$0,310 \pm 0,05^{b}$	$0,328 \pm 0,05^{c}$	$0,298 \pm 0,01^{a}$	$0,373 \pm 0,01^{a}$
P5HO-1	$0,641 \pm 0,02^{c}$	$1,559 \pm 0,03^{b}$	$0,335 \pm 0,02^{b}$	$0,389 \pm 0,01^{bc}$	$0,315 \pm 0,01^{a}$	$0,361 \pm 0,02^{ab}$
P5RW-1	$0,698 \pm 0,04^{b}$	$1,582 \pm 0,07^{a}$	$0,388 \pm 0,06^{ab}$	$0,445 \pm 0,05^{ab}$	$0,289 \pm 0,02^{a}$	$0,346 \pm 0,02^{b}$
P5RB	$0,651 \pm 0,02^{c}$	$1,146 \pm 0,04^{e}$	$0,319 \pm 0,06^{b}$	$0,439 \pm 0,01^{b}$	$0,227 \pm 0,04^{b}$	$0,385 \pm 0,01^{a}$

Nota. Los datos con letras diferentes en la misma columna corresponden a grupos con medianas significativamente distintas según prueba de Dunn.

Tabla 10. Porcentaje de inhibición por PEG-6000 sobre los aislamientos endófitos obtenidos de *C. spinosa*

Código	Porcentaje de inhibición (%) (PEG-6000 al 10%)		Porcentaje de inhibición (%) (PEG-6000 al 20%)	
	24 horas	48 horas	24 horas	48 horas
P1RW	41,58	61,36	78,30	80,08
P3HI	72,83	80,64	71,32	80,81
P4HB-2	60,48	68,62	62,05	64,28
P5HO-1	47,79	75,05	50,86	76,84
P5RW-1	44,39	71,87	58,62	78,15
P5RB	50,95	61,71	65,18	66,42

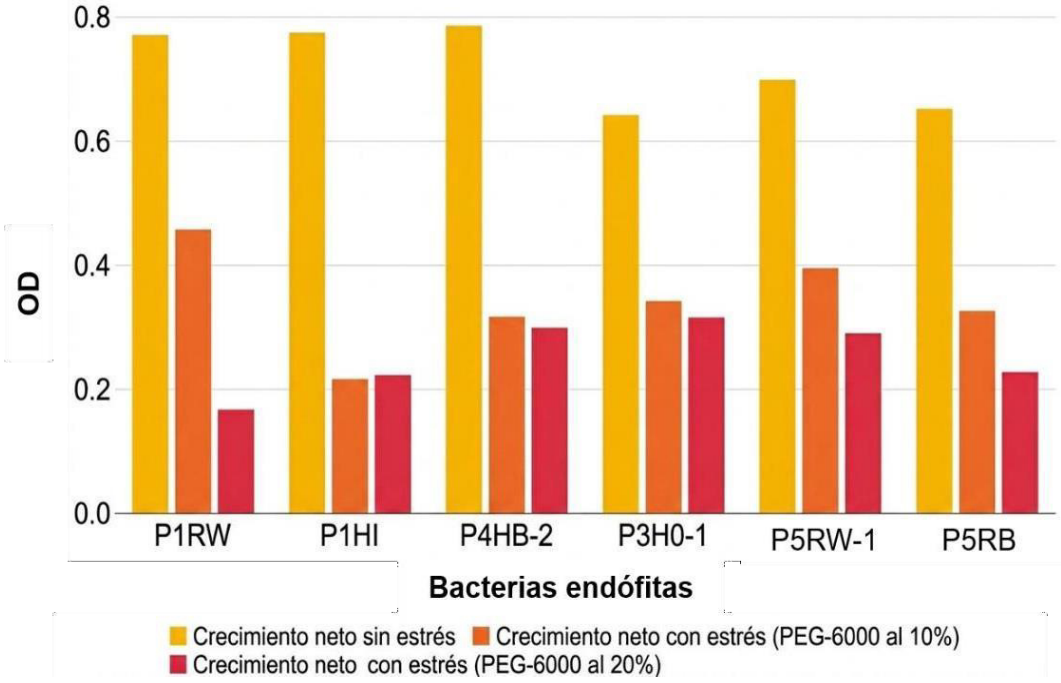


Figura 17. Crecimiento (OD) de los aislamientos P1RW, P1HI, P3H0-1, P4HB-2, PSRW-1 y PSRB en un medio TSB y con dos concentraciones de PEG-6000 tras 24 h a 28 °C.

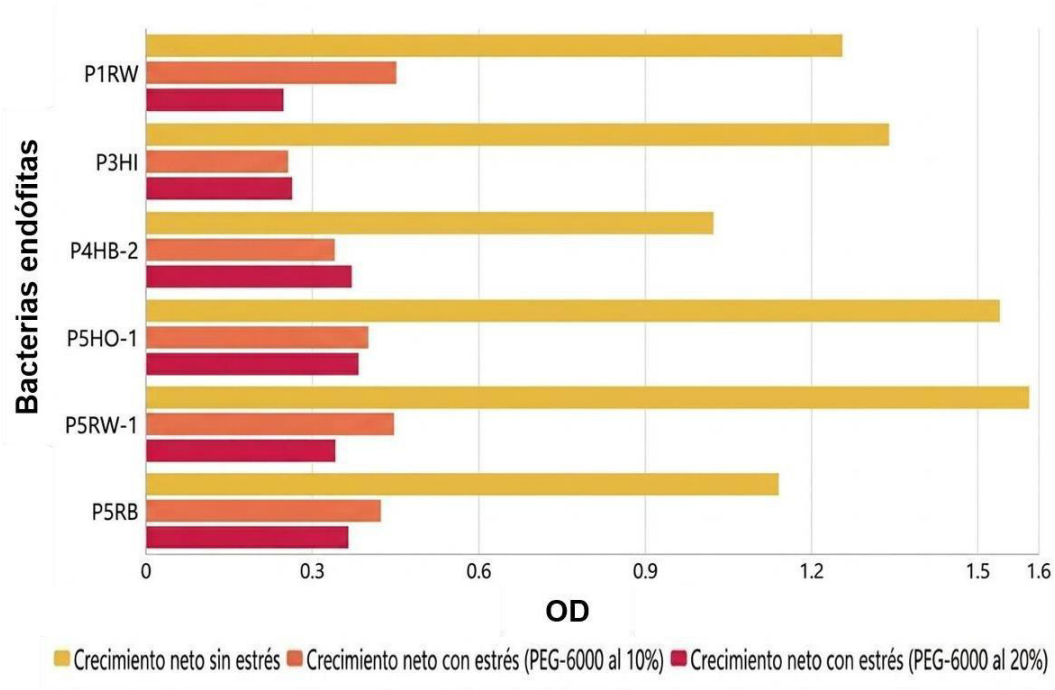


Figura 18. Crecimiento (OD) de los aislamientos P1RW, P1HI, P3H0-1, P4HB-2, PSRW-1 y PSRB en un medio TSB y con dos concentraciones de PEG-6000 tras 48 h a 28 °C.

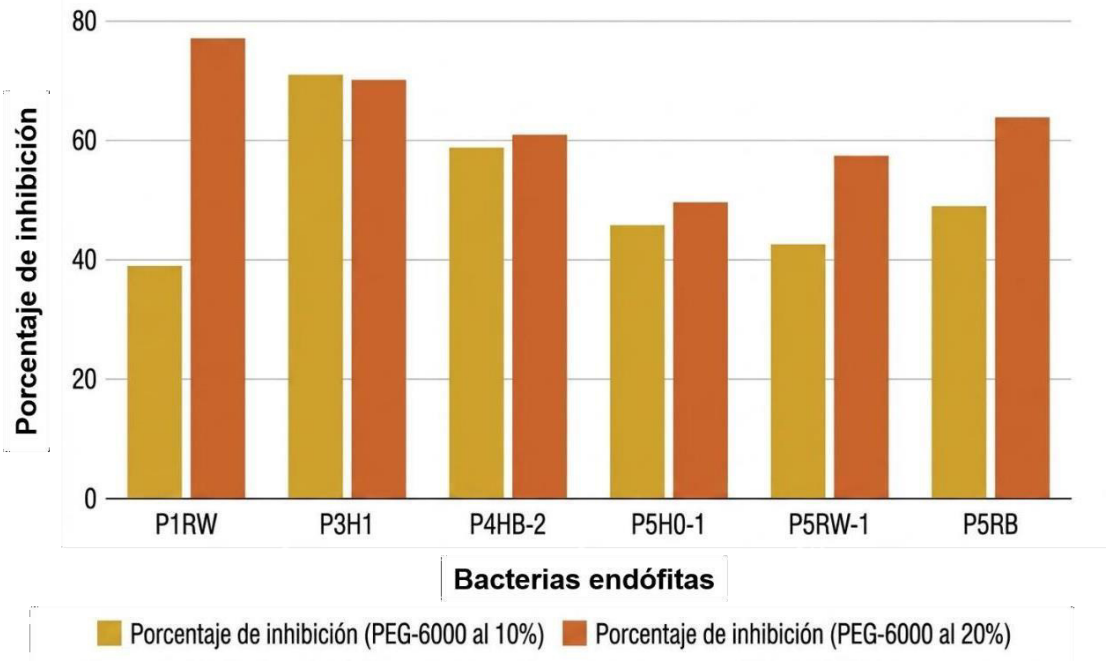


Figura 19. Porcentaje de inhibición de los aislamientos endófitos ante el estrés provocado por PEG-6000 al 10 y 20% tras 24 h a 28 °C.

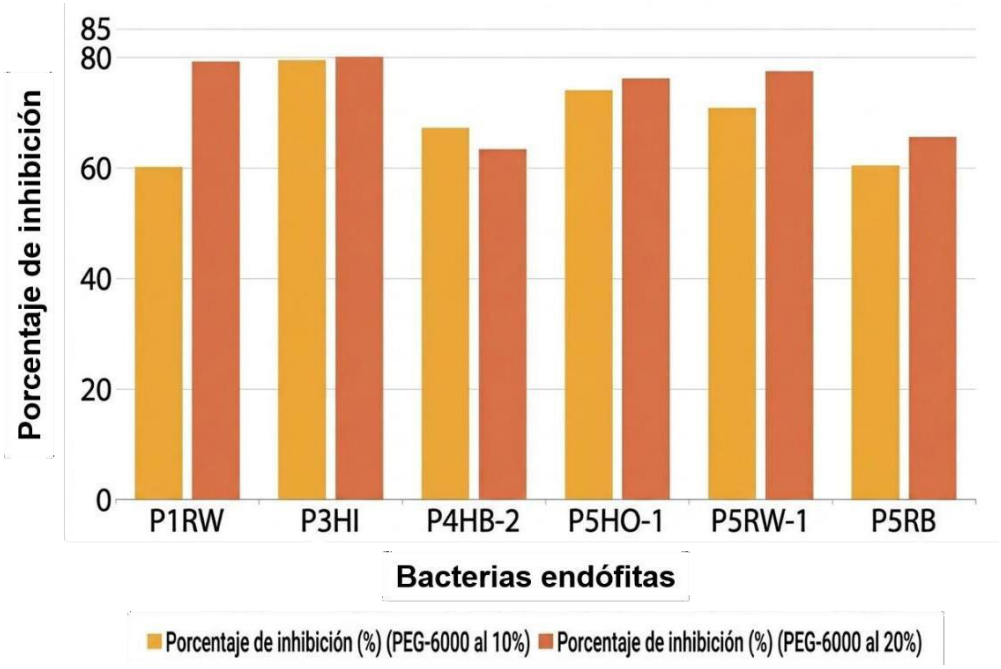


Figura 20. Porcentaje de inhibición de los aislamientos endófitos ante el estrés provocado por PEG-6000 al 10 y 20% tras 48 h a 28 °C.

6.7 Actividad antagonista de las bacterias endófitas

Las seis bacterias endófitas seleccionadas fueron evaluadas mediante un ensayo de antagonismo *in vitro* frente a *Fusarium* spp., hongo aislado de hojas de *Z. mays*. En las condiciones evaluadas, solo la bacteria endófita P5RB mostró capacidad inhibitoria sobre el crecimiento micelial del hongo, alcanzando un porcentaje de inhibición del crecimiento radial (PICR) de 31,58% en el día 10 (Tabla 10).

Durante la confrontación, se observó una reducción evidente en el avance del micelio hacia la colonia bacteriana, mientras que los demás aislados no generaron halos de inhibición ni alteraciones visibles en la morfología o velocidad de expansión de *Fusarium* spp. (Figura 21).

Tabla 11. Actividad antagonista y PICR de las bacterias endófitas

Código	Actividad antagonista	PICR
P1RW	–	0
P3HI	–	0
P4HB-2	–	0
P5HO-1	–	0
P5RW-1	–	0
P5RB	+	31,58 ± 0,50

Nota. (-) no hubo presencia de halo inhibitorio, (+) presencia de halo inhibitorio

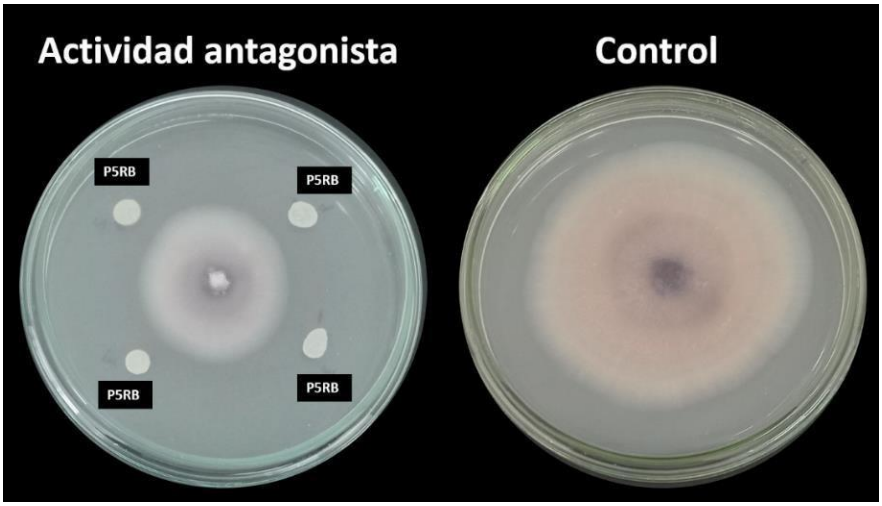


Figura 21. Inhibición de *Fusarium* spp. por parte de la bacteria endófita P5RB en medio PDA incubado por 10 días a 28 °C.

6.8 Efecto de las bacterias endófitas seleccionadas sobre la germinación, crecimiento y vigor de *Zea mays* en condiciones de estrés hídrico simulado o *in vitro*

Se evaluó el efecto de los seis aislamientos bacterianos en la germinación y crecimiento de semillas de *Z. mays* bajo condiciones normales y de estrés hídrico simulado (PEG-6000 al 20 %), mediante un análisis factorial 7 × 2 (Bacteria × PEG) en un diseño completamente al azar con tres réplicas por tratamiento. En el medio sin estrés hídrico simulado, casi todas las semillas germinaron (19,67 ± 0,58 semillas de *Z. mays*) a los 14 días de incubación, mientras que en el control con estrés hídrico simulado sin inoculación se obtuvo una germinación de solo 5,67 ± 1,16 semillas, con una disminución de la germinación del 70 %. El GLM binomial (Bacteria × PEG) mostró efectos principales altamente significativos tanto de Bacteria (DE = 53,389; gl = 6; $p < 0,0001$) como de PEG (DE = 260,730; gl = 1; $p < 0,0001$), mientras que la interacción no resultó significativa (DE = 4,879; gl = 6; p = 0,5594), debido a un efecto de techo en la condición sin estrés (germinación basal ≈ 98–100 % en todos los tratamientos, sin diferencias entre bacterias: p = 0,6086). Bajo estrés hídrico simulado, en cambio, las bacterias difirieron marcadamente entre sí ($p < 0,0001$), destacando P5HO-1, P5RW-1 y P5RB, con 15,00 ± 1,00, 15,33 ± 0,58 y 15,67 ± 0,58 semillas germinadas, respectivamente, todas significativamente superiores al control (Fisher exacto, ajuste de Holm: $p < 0,0001$).

En cuanto a la longitud total de las plántulas, el control absoluto alcanzó 10 cm, y el control con estrés hídrico simulado presentó dos centímetros a los 14 días de incubación. El ANOVA factorial confirmó efectos altamente significativos de Bacteria ($p < 0,0001$), PEG ($p < 0,0001$) y, a diferencia de la germinación, también de la interacción Bacteria × PEG ($p < 0,0001$), lo que indica que la magnitud del efecto bacteriano sobre el crecimiento depende formalmente del nivel de estrés hídrico simulado. La inoculación bacteriana en condiciones normales incrementó la longitud total de las plántulas ($p < 0,0001$), siendo

P5RW-1, P5RB y P4HB-2 las más destacadas con 25 ± 0,13, 20 ± 2,08 y 19 ± 0,76 cm, respectivamente.

Bajo estrés hídrico simulado, los mismos aislamientos promovieron una mayor longitud que el control con estrés ($p < 0,0001$), alcanzando 7 ± 0,36 cm (P4HB-2), 8 ± 2,72 cm (P5RW-1) y 7 ± 1,06 cm (P5RB) (Figuras 23 y 24).

El porcentaje de germinación confirmó estas tendencias ya que la inoculación bacteriana sin estrés mantuvo la germinación en un mínimo de 98,33 ± 2,89%, coincidiendo con el control de este tratamiento (98,33 ± 2,89); y bajo estrés hídrico simulado los aislamientos P5RB, P5RW-1 y P5HO-1 mostraron 78,33 ± 2,89 %, 76,67 ± 2,89 % y 75,00 ± 5,00 % de germinación, respectivamente. Superando ampliamente el control con estrés (28,33 ± 5,77) (Tabla 11).

El índice de vigor reflejó un efecto similar. El control sin estrés presentó un índice de 983,00 ± 21,00, mientras que la inoculación bacteriana en condiciones normales aumentó este valor en 142,67 ± 0,13 % (P5RW-1), 92,92 ± 2,04 % (P5RB) y 84,03 ± 0,75 % (P4HB-2), (Figura 24).

Bajo estrés hídrico simulado, el índice de vigor del control se redujo a 58,00 ± 10,00, mientras que las plántulas inoculadas con P5RW-1, P5RB y P4HB-2 incrementaron este índice en 276,44 ± 2,13 %, 261,40 ± 5,19 % y 237,14 ± 1,51 %, respectivamente.

Tabla 12. Evaluación de los aislamientos endófitos de *C. spinosa* en la germinación, crecimiento y vigor de *Z. mays* bajo condiciones normales y de estrés hídrico simulado

Tratamiento	Semillas germinadas	Longitud total (cm)	Porcentaje de germinación	Índice de vigor	Incremento (%) de la longitud total
Semilla sin estrés	19,67 ± 0,58	10,00 ± 2,08	98,33 ± 2,89	983,00 ± 21,00	–
Semilla en un medio con estrés	5,67 ± 1,16	2,00 ± 1,35	28,33 ± 5,77	58,00 ± 10,00	–
Semilla + P1RW	20,00 ± 0,50	13,00 ± 0,83	100,00 ± 0,50	1264,00 ± 9,00	$23,97 \pm 0,82^{F}$
Semilla + P3HI	19,67 ± 0,58	15,00 ± 0,33	98,33 ± 2,89	1443,00 ± 45,00	$43.96 \pm 0,33^{D}$
Semilla + P4HB-2	19,67 ± 0,58	19,00 ± 0,76	98,33 ± 2,89	1846,00 ± 53,00	$84.03 \pm 0,75^{C}$
Semilla + P5HO-1	20,00 ± 0,58	14,00 ± 0,99	100,00 ± 0,00	1363,00 ± 10,00	$33,60 \pm 0,97^{E}$
Semilla + P5RW-1	19,67 ± 0,58	25,00 ± 0,13	98,33 ± 2,89	2434,00 ± 72,00	$142,67 \pm 0,13^{A}$
Semilla + P5RB	20,00 ± 0,20	20,00 ± 2,08	100,00 ± 0,58	1968,00 ± 21,00	$92,92 \pm 2,04^{B}$
Semilla + P1RW + estrés	9,00 ± 1,00	5,00 ± 1,73	45,00 ± 5,00	223,00 ± 35,00	$130,61 \pm 8,51^{d}$
Semilla + P3HI + estrés	10,33 ± 0,58	6,00 ± 2,96	53,33 ± 2,89	340,00 ± 48,00	$213,00 \pm 42,00^{bc}$
Semilla + P4HB-2 + estrés	11,67 ± 0,58	7,00 ± 0,36	58,33 ± 2.89	401,00 ± 21,00	$237,14 \pm 1,51^{b}$
Semilla + P5HO-1 + estrés	15,00 ± 1,00	7,00 ± 2,87	75,00 ± 5,00	485,00 ± 45,00	$216,80 \pm 13,28^{bc}$
Semilla + P5RW-1 + estrés	15,33 ± 0,58	8,00 ± 2,72	76,67 ± 2,89	589,00 ± 22,00	$276,44 \pm 2,13^{a}$
Semilla + P5RB + estrés	15,67 ± 0,58	7,00 ± 1,06	78,33 ± 2,89	578,00 ± 27,00	$261,40 \pm 5,19^{a}$

Nota. Las comparaciones se realizaron de forma independiente entre los tratamientos sin estrés hídrico simulado y los tratamientos con estrés hídrico simulado. Letras mayúsculas diferentes (A-F) indican diferencias significativas entre tratamientos sin estrés hídrico simulado según la prueba de Tukey (α=0,05); letras minúsculas diferentes (a-d) indican diferencias significativas entre tratamientos con estrés hídrico simulado según la prueba de Dunn (α=0,05). Letras iguales indican ausencia de diferencia significativa.

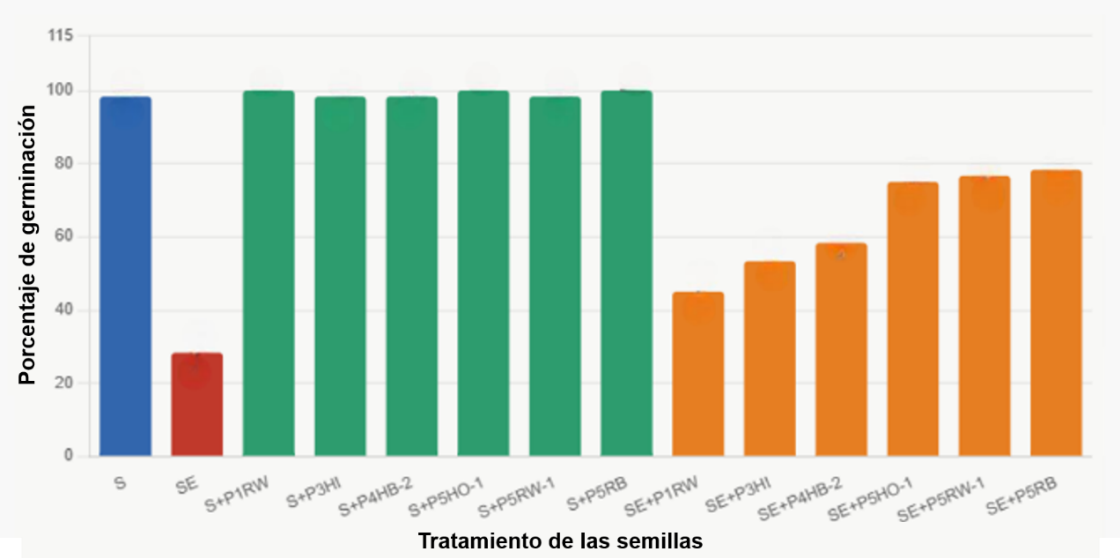


Figura 22. Efecto de las bacterias endófitas sobre la germinación de los distintos tratamientos de las semillas de *Z. mays* en medio agua sin estrés hídrico simulado y medio con PEG-6000 (20%) incubado por 14 días a 28°C. Azul: sin estrés. Rojo: con estrés. Verde: con bacteria sin estrés.

Naranja: con bacteria y estrés.

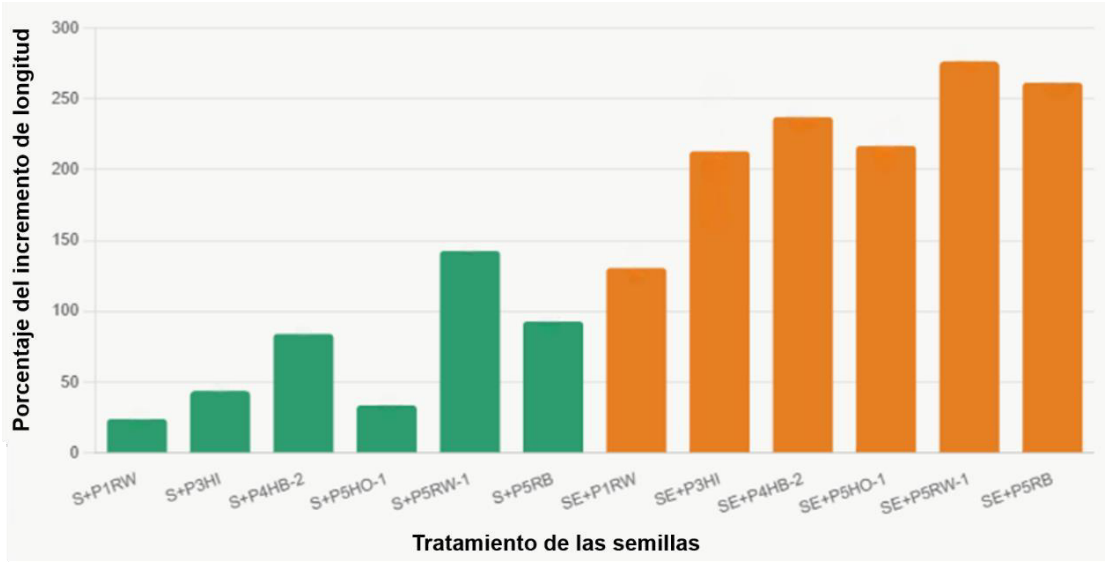


Figura 23. Incremento en la longitud de las plántulas de *Z. mays* en los distintos tratamientos en medio agua sin estrés hídrico simulado y medio con PEG-6000 (20%) incubado por 14 días a 28°C. Verde: con bacteria sin estrés. Naranja: con bacteria y estrés.

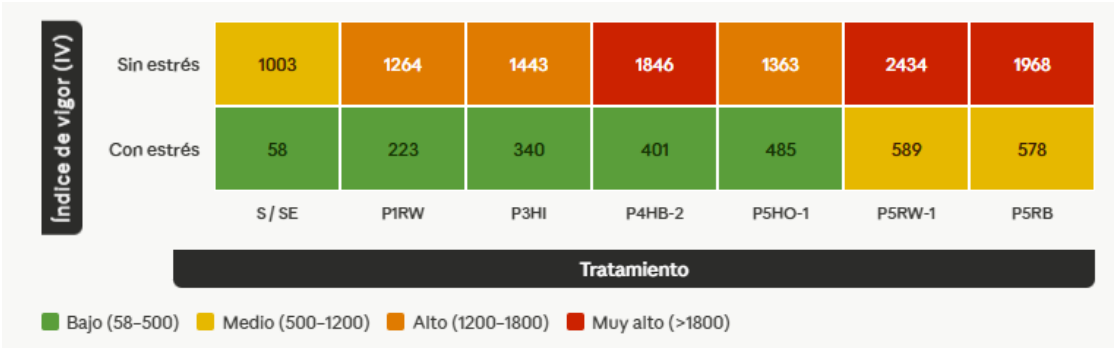


Figura 24. Mapa de calor del índice de vigor (IV) de los aislamientos inoculados en las semillas de *Z. mays* y el control en el medio agua con PEG-6000 (20%) incubado por 14 días a 28°C.

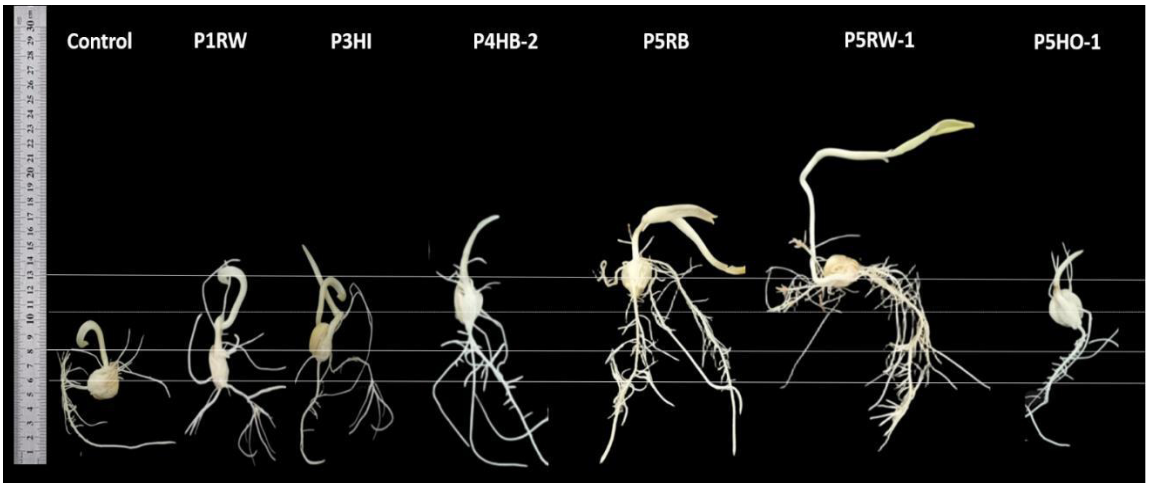


Figura 25. Semillas de *Z. mays* inoculadas con los aislamientos seleccionados en el medio agua sin estrés hídrico simulado incubadas por 14 días a 28 °C.

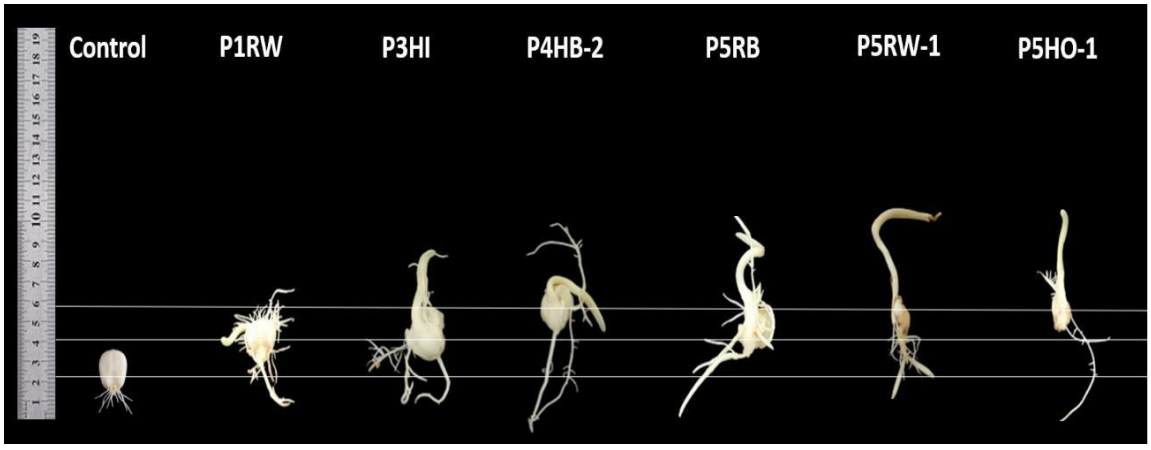


Figura 26. Semillas de *Z. mays* inoculadas con los aislamientos seleccionados en el medio agua con PEG-6000 (20%) incubadas por 14 días a 28 °C.

7. Discusión

En el presente estudio se caracterizó aislamientos de la comunidad bacteriana endofítica asociada a *C. spinosa*, una planta de reconocido uso medicinal que crece en ambientes áridos y semiáridos, con el objetivo de evaluar su potencial como PGP y su interacción con semillas de *Z. mays* bajo condiciones de estrés abiótico *in vitro*, específicamente estrés hídrico simulado.

Se aislaron un total de 47 bacterias endofíticas, de las cuales la mayor proporción se obtuvo a partir de tejidos radiculares (48.94%), y el 37,17 % de los aislados procedieron mayoritariamente de plantas recolectadas en el Punto 5 (ver Tabla 1 y Figura 4), correspondiente al sitio con individuos de mayor edad fisiológica. Sobre este aspecto Kumari *et al.* (2020), señalan que la colonización endofítica se inicia mediante el reclutamiento bacteriano en la rizosfera y la subsecuente penetración a través de las raíces, seguida de una migración sistémica hacia tallos y hojas, proceso mediado principalmente por mecanismos de quimiotaxis y transporte vascular.

En el presente estudio se obtuvo un mayor número de aislamientos endofíticos a partir de raíces, lo cual puede explicarse porque estas liberan cantidades significativas de exudados que modulan la composición y abundancia de las comunidades microbianas en la rizosfera, incrementando así la probabilidad de colonización endofítica en este tejido. Estos resultados concuerdan parcialmente con lo reportado por Yu *et al.* (2021), quienes analizaron la relación entre la edad del hospedero y la estructuración de las comunidades endofíticas foliares, concluyendo que, aunque la edad del árbol (3–5000 años) constituye un factor determinante en la composición comunitaria, esta relación no es lineal debido a que la edad del árbol y la de los órganos foliares no varían de manera sincrónica. A diferencia de lo observado en tejido foliar, en el presente estudio la mayor recuperación de aislados en plantas de mayor edad sugiere una relación más directa entre edad y abundancia de endófitos en tejido radicular, lo cual podría

explicarse por la renovación más lenta y la acumulación progresiva de exudados en este tejido a lo largo del desarrollo de la planta.

Bajo esta perspectiva, en el presente trabajo se observó una mayor recuperación de aislados en plantas de mayor edad, lo que sugiere que, en este caso particular, el factor edad sí ejerce una influencia apreciable sobre la abundancia de endófitos recuperados. La elevada frecuencia de aislamientos radiculares resulta particularmente relevante, ya que este tejido comúnmente constituye un nicho ecológico clave para bacterias con actividad PGP.

Diversos estudios han reportado la obtención de entre 16 y 25 aislamientos de bacterias endófitas a partir de distintos tejidos vegetales. En particular, Rustamova *et al.* (2020), Mugiastuti *et al.* (2020) y Yarte *et al.* (2022) aislaron este rango de microorganismos en *Vernonia anthelmintica*, *Z. mays* y *Handroanthus impetiginosus*, respectivamente; predominando los aislamientos provenientes de raíces, tallos y hojas, aunque en algunos estudios solo se empleó uno de los tejidos mencionados. Estas cifras son inferiores a las obtenidas en el presente estudio, así como a las reportadas por Duhan *et al.* (2020), quienes aislaron 38 bacterias endofíticas de la planta medicinal *Tinospora cordifolia*. No obstante, es importante señalar que dicho estudio no incluyó inflorescencias ni frutos como órganos de muestreo. Esta diferencia es metodológicamente relevante, ya que la inclusión de tejidos reproductivos (frutos e inflorescencias), además de raíces y hojas, en el presente estudio incrementó el número total de aislamientos.

En contraste, los estudios que restringieron el muestreo a raíces y hojas reportaron valores inferiores o, en algunos casos, comparables. Esto debe interpretarse considerando que la cantidad y representatividad del material vegetal recolectado influyen directamente en el número final de aislamientos obtenidos, lo que subraya la necesidad de protocolos de muestreo estandarizados para garantizar la comparabilidad entre estudios (Kandel *et al.* 2017).

En la primera etapa de evaluación del potencial PGP, el 32 % (15 aislamientos de un total de 47) de las bacterias endófitas mostró capacidad potencial de fijación de nitrógeno, determinada cualitativamente mediante su crecimiento sostenido en medio Ashby. Este valor es inferior a los reportados por Rosini *et al.* (2025) y Husseiny *et al.* (2021), quienes informaron proporciones de 48,6 % y 64 %, respectivamente. No obstante, estas diferencias pueden atribuirse, en el caso de Husseiny *et al.* (2021), a los criterios de selección empleados, ya que los aislados fueron previamente filtrados en función de la producción de ácido indolacético (AIA) en lugar de la fijación de nitrógeno. Este enfoque tiende a favorecer la recuperación de bacterias con múltiples rasgos PGP, como la capacidad de fijación de nitrógeno y la solubilización de minerales esenciales como el fósforo y potasio, lo que podría sobreestimar su frecuencia relativa. Este sesgo se explica porque, en un diseño de selección secuencial, únicamente se evalúan rasgos adicionales sobre el subconjunto de aislados ya positivos a AIA, excluyendo así fijadores de nitrógeno u otras características PGP que no expresan (o expresan débilmente) esta ruta metabólica. Adicionalmente, géneros bacterianos con metabolismo versátil suelen presentar co-ocurrencia natural de varios rasgos PGP, lo que puede inflar aún más la proporción observada cuando el punto de partida ya es un subconjunto enriquecido (Yadav *et al.* 2017).

Cabe precisar que el crecimiento sostenido en medio Ashby libre de nitrógeno constituye un ensayo de tamizaje cualitativo ampliamente empleado para estimar la capacidad diazotrófica potencial de bacterias endófitas, pero no representa una prueba confirmatoria de la fijación biológica de N_2. La confirmación de este proceso requeriría métodos complementarios, como el ensayo de reducción de acetileno (ARA), que mide directamente la actividad de la enzima nitrogenasa, o la amplificación del gen nifH, que evidencia la presencia del aparato genético responsable de dicho proceso (Gupa *et al.* 2012). Dado que estos ensayos no fueron incluidos en el presente estudio, los porcentajes reportados deben interpretarse como una aproximación al potencial diazotrófico de los aislados, y no como una

cuantificación definitiva de la fijación de nitrógeno.

En contraste a estos enfoques de selección, Amaya-Gómez *et al.* (2020) aplicaron un análisis de decisión multicriterio (ADMC) que incluye evaluar la colonización y persistencia para seleccionar aislamientos con características PGP que, además, muestren consistencia entre condiciones de laboratorio, invernadero y campo. En este contexto, los autores evidenciaron que la persistencia bacteriana en la rizosfera, incluida la formación de biopelículas, depende de la capacidad de las cepas para adaptarse a condiciones ambientales y nutricionales variables, siendo la escasez de nutrientes y la diversidad metabólica factores determinantes para dicha persistencia.

Adicionalmente, Etesami *et al.* (2026) proponen un marco conceptual cuantitativo basado en el concepto de "Plantas Promotoras del Crecimiento Bacteriano" (PGPB), sustentado en tres ejes: la eficiencia de inversión de carbono, la fidelidad de reclutamiento microbiano y la capacidad de respuesta dinámica del fitomicrobioma. Este enfoque ofrece una herramienta prometedora para la ingeniería del fitomicrobioma y la selección racional de consorcios microbianos funcionales.

Por consiguiente, estos antecedentes resaltan la relevancia agronómica de identificar bacterias endófitas con capacidad PGP que incluyen la fijación de nitrógeno bajo un marco integrador planta–microorganismo. Su aplicación potencial podría contribuir a la reducción del uso de fertilizantes nitrogenados sintéticos, con efectos positivos tanto a nivel ambiental como económico.

En relación con la segunda prueba experimental, orientada a evaluar la capacidad de solubilización de dos formas de fosfato dicálcico y tricálcico por bacterias endófitas fijadoras de nitrógeno, se observó una respuesta claramente diferencial entre los aislamientos evaluados. Frente al fosfato dicálcico ($CaHPO_4$), nueve de las 15 bacterias analizadas (60 %) mostraron actividad solubilizadora, evidenciada por la formación de halos claros alrededor de las colonias, confirmando la liberación de fósforo soluble al medio. En esta segunda fase, los aislamientos

fueron también evaluados utilizando fosfato tricálcico ($Ca_3(PO_4)_2$), una fuente inorgánica de baja solubilidad y mayor complejidad química.

Se observó que seis de los nueve aislamientos seleccionados (66,67 %) mantuvieron la capacidad de solubilizar este mineral, revelando que solo un subconjunto de bacterias endófitas posee mecanismos más eficientes para la movilización de fósforo a partir de fuentes recalcitrantes. El análisis de varianza (ANOVA) reveló diferencias significativas entre los aislamientos en cuanto al índice de solubilización del fosfato dicálcico (IS) ($p < 0,05$). La prueba de comparación múltiple de Tukey mostró que P5RB presentó el mayor IS_P y constituyó un grupo estadístico independiente, diferenciándose significativamente de los aislamientos con menor capacidad de solubilización. Seguido de P4HB-2 mostró valores intermedios, sin diferencias significativas respecto a P5RB. Por su parte, P3HI, P1RW y P5HO-1 no presentaron diferencias significativas entre sí, mientras que P5RW-1 registró el menor IS_P del grupo evaluado. Con base en estos resultados se identifican a P5RB y P4HB-2 como los aislamientos con mayor potencial para la solubilización de fosfato dicálcico bajo las condiciones experimentales evaluadas. De manera similar, el ANOVA evidenció diferencias significativas entre los aislamientos para el índice de solubilización del fosfato tricálcico ($p < 0,05$). La prueba de Tukey indicó que los cinco aislamientos P5RB, P5RW-1, P4HB-2, P3HI y P5HO-1 conformaron un mismo grupo estadístico, sin diferencias significativas entre ellos, evidenciando un desempeño comparable en la movilización de esta fuente fosfatada de baja solubilidad. En contraste, el aislamiento P1RW presentó un IS significativamente menor. La superioridad observada en los aislamientos más eficientes podría estar asociada con una mayor producción de ácidos orgánicos, compuestos quelantes o protones extracelulares, mecanismos ampliamente reconocidos por su participación en la solubilización de fosfatos minerales. Igualmente, las diferencias en la regulación metabólica y en la eficiencia de los sistemas de adquisición de fósforo podrían contribuir a la variabilidad observada entre los aislamientos.

Al comparar estos resultados, Manikandan *et al.* (2026) reportaron índices de

solubilización (IS_P) para fosfato tricálcico en el rango de 2,5–3, valores superiores a los obtenidos en el presente estudio (1,47–2,01). Esta diferencia podría explicarse por el origen de los aislamientos, ya que dichos autores trabajaron con bacterias endófitas provenientes de raíces, nódulos y tallos de *Prosopis juliflora* y *P. cineraria*, especies adaptadas a ambientes áridos con limitada disponibilidad de fósforo, como el emirato de Sharjah (Emiratos Árabes Unidos), reforzando la idea de una selección natural hacia una mayor capacidad solubilizadora. En el estudio de Hassan *et al.* (2017) reportaron que tres de siete aislamientos (42,9 %) de *Teucrium polium*, planta medicinal que crece en suelos semiáridos, presentaron actividad solubilizadora en medio Pikovskaya, con valores de IS_P entre 2,1 y 2,5, ligeramente superiores a los obtenidos en este estudio. No obstante, es relevante destacar que la proporción de aislamientos activos en el presente trabajo fue mayor, lo que evidencia una frecuencia relativamente elevada de esta capacidad funcional en la población evaluada. En este contexto, los aislamientos P4HB-2 (IS_P = 2,00), P5HO-1 (IS_P = 2,01) y P5RB (IS_P = 1,86) destacaron por presentar los valores numéricos más altos de solubilización de fosfato tricálcico, posicionándose como candidatos promisorios para estudios posteriores enfocados en la promoción del crecimiento vegetal.

En la tercera prueba experimental se evaluó la capacidad de solubilización de potasio, un macronutriente esencial para el adecuado crecimiento y desarrollo del cultivo de *Z. mays*. La importancia fisiológica del potasio ha sido ampliamente documentada. Thenveettil *et al.* (2024) señalan que niveles foliares inferiores al 1,6 % afectan negativamente el desarrollo del maíz, al alterar los procesos fotoquímicos, la asimilación de carbono y el crecimiento vegetativo. Asimismo, los autores destacan que una disponibilidad adecuada de potasio en el suelo favorece la absorción y el metabolismo de nitrógeno y fósforo, así como su transporte hacia los tejidos sumideros, evidenciando el papel integrador de este nutriente en la nutrición vegetal.

De las seis bacterias previamente identificadas como solubilizadoras de fósforo,

únicamente dos (33,3 %) bacterias P4HB-2 y P5RB demostraron capacidad para solubilizar potasio. Estos resultados se alinean con lo reportado por Aziza *et al*. (2020), quienes observaron que sólo cuatro de diez aislamientos (40 %) de bacterias endófitas de *Z. mays* presentaron actividad solubilizadora de potasio. En ese contexto, los resultados del estudio concuerdan con lo reportado por Wang *et al.* (2013) ya que la capacidad de solubilizar potasio constituye un rasgo funcional restringido a un subconjunto específico de la comunidad microbiana evaluada.

Esta limitada distribución sugiere una especialización metabólica asociada a la capacidad de movilizar formas insolubles de potasio, posiblemente vinculada a la producción de ácidos orgánicos y otros metabolitos implicados en la meteorización mineral. En cuanto a la magnitud de esta actividad, los índices de solubilización (IS_P) obtenidos en el presente estudio (1,72–1,79) superan los reportados por Pirhadi *et al*. (2016), quienes registraron valores entre 0,125 y 1,25 en bacterias solubilizadoras de potasio aisladas de *Saccharum officinarum* cultivada en suelos altamente salinos de Iraq. Esta diferencia podría atribuirse a variaciones en el origen ecológico de los aislamientos y a las condiciones edáficas, que modulan la presión selectiva sobre los mecanismos de solubilización mineral.

En consecuencia, los hallazgos no sólo corroboran la baja frecuencia relativa de este rasgo, sino que también evidencian una mayor capacidad de solubilización bajo las condiciones evaluadas de los aislamientos seleccionados, reforzando su potencial para aplicaciones en la mejora de la disponibilidad de potasio en sistemas agrícolas.

En la cuarta prueba experimental se evaluó la capacidad de producción de nitrógeno amoniacal de las bacterias endófitas estudiadas. Como se ha señalado, el nitrógeno es un nutriente esencial para el crecimiento de *Z. mays*, pero factores de estrés abiótico, como el hídrico y osmótico, generan desequilibrios que afectan tanto a las bacterias fijadoras de nitrógeno como a la planta.

En el estudio de Chi *et al*. (2026), se evidenció que mantener la humedad del suelo al 80 % de la capacidad de campo optimiza significativamente la utilización del agua y su

partición, efecto que se acentúa bajo una fertilización nitrogenada de 200 kg $N.ha^{-1}$. Este patrón puede atribuirse, en parte, a que las bacterias diazotróficas, incluidas las simbióticas, dependen de condiciones hídricas adecuadas para sostener su metabolismo, movilidad y actividad nitrogenasa en la rizósfera. En este sentido, la interacción entre disponibilidad hídrica y nitrógeno no solo regula la eficiencia del cultivo, sino que también modula la dinámica microbiana del suelo, potenciando la fijación biológica de nitrógeno bajo condiciones óptimas. Sin embargo, bajo estrés hídrico simulado, la reducción en la actividad microbiana, junto con posibles limitaciones en la difusión de sustratos y en la señalización planta–microorganismo, puede comprometer significativamente estos procesos, disminuyendo la disponibilidad de nitrógeno para la planta (Bhattacharyya *et al.* 2021).

En el presente estudio, las seis bacterias endófitas evaluadas mostraron un cambio evidente en la colorimetría tras la adición del reactivo de Nessler a sus respectivos sobrenadantes. Cinco de los aislamientos desarrollaron tonalidades entre naranja y rojo intenso, consistentes con la formación del complejo ioduro-mercurio-amonio. No obstante, el aislamiento P5RB exhibió la coloración rojiza más intensa sin corresponderse con la mayor absorbancia a 450 nm ni con la mayor producción cuantificada de amonio, a diferencia de P4HB-2, que presentó valores superiores de NH_4^+ pese a una menor intensidad cromática aparente. Esta discrepancia puede atribuirse a la pigmentación intrínseca de P5RB. Si bien no se determinó su identidad taxonómica, la coloración observada es consistente con la producción de pigmentos descritos en diversos géneros bacterianos (carotenoides, prodigiosina, fenazinas o melaninas), lo cual constituye una hipótesis a confirmar mediante estudios moleculares y de caracterización de metabolitos. Ya que diversos metabolitos bacterianos, poseen espectros de absorción propios dentro del rango visible y pueden superponerse parcial o indirectamente al espectro del complejo formado con el reactivo de Nessler. En consecuencia, la intensidad visual del color no necesariamente refleja la concentración real de amonio, ya que la cuantificación depende exclusivamente de la absorbancia medida a una longitud de onda específica (450 nm).

Además, se ha reportado que ciertos pigmentos con actividad redox o propiedades quelantes pueden interferir en la formación y estabilidad del complejo cromogénico utilizado para la cuantificación de amonio, ocasionando variaciones en la respuesta espectrofotométrica (Zhao *et al.* 2019).

No obstante, a partir de los valores de absorbancia obtenidos y su conversión mediante la curva de calibración correspondiente, los aislamientos P4HB-2, P5RW-1 y P5RB registraron las mayores concentraciones de amonio, con valores de 120,07, 109,39 y 105,97 μg mL^{-1} de NH_4^+, respectivamente. El análisis de varianza (ANOVA) evidenció diferencias significativas entre los aislamientos en cuanto a la producción de amonio ($p < 0,05$). La prueba de comparación múltiple de Tukey permitió discriminar cinco grupos estadísticos, destacando el aislamiento P4HB-2 como el de mayor capacidad productora de amonio. Las bacterias endófitas P5RW-1 y P5RB mostrando una producción significativamente superior a la de los demás aislamientos.

La capacidad de producir amonio observada en los seis aislamientos sugiere su potencial contribución a la disponibilidad de nitrógeno en el sistema vegetal. Sin embargo, las diferencias cuantitativas detectadas indican una marcada variabilidad metabólica entre los endófitos evaluados, lo que podría estar asociado a diferencias en la eficiencia de las rutas de amonificación o en la utilización de fuentes nitrogenadas orgánicas. En este contexto, los aislamientos P4HB-2, P5RW-1 y P5RB emergen como candidatos particularmente prometedores para el desarrollo de bioinsumos orientados a mejorar la nutrición nitrogenada de las plantas, incluso bajo condiciones ambientales adversas donde la disponibilidad de nitrógeno constituye un factor limitante para el crecimiento vegetal.

La producción observada, que osciló entre 6,50 y 120,07 μg/mL de NH_4^+, supera significativamente los valores reportados por Admassie *et al.* (2021) en bacterias endófitas aisladas del género *Capsicum*, proveniente del región oriental de Etiopia, (0,85–2,08 μg/mL de NH_4^+). Por otro lado, al comparar los resultados obtenidos con los reportados por Mai *et al.*

(2022), quienes registraron concentraciones de NH_4^+ entre 60 y 466,72 µg/mL en bacterias endófitas aisladas de raíces de *Oryza sativa* nativa de las tierras altas de Vietnam, una región actualmente afectada por eventos recurrentes de sequía e intrusión salina en el delta del Mekong, se observa que los valores obtenidos en el presente estudio fueron superados ampliamente. En ambos estudios, el 100% de los aislados bacterianos previamente seleccionados por su capacidad de fijación de nitrógeno y solubilización de fósforo evidenció producción de amoníaco. En contraste, Admassie *et al.* (2021) reportaron un 80%, demostrando un mayor potencial funcional en los aislados evaluados en el presente estudio

De este modo, los resultados obtenidos en las cuatro pruebas realizadas indican que las seis bacterias endófitas aisladas de *C. spinosa* presentan un potencial significativo para contribuir a la nutrición de *Z. mays*, lo que resalta su aplicabilidad como candidatos con potencial para bioinsumos incluso bajo condiciones de estrés abiótico. Entre los aislados evaluados, P4HB-2 y P5RB mostraron resultados positivos en la totalidad de las pruebas, destacándose además por su desempeño superior en varias de ellas. Además, los aislados P5RW-1 y P5HO-1 evidenciaron resultados favorables en el 75% de las pruebas, lo que pone de manifiesto una mayor versatilidad funcional para promover la disponibilidad de nutrientes esenciales. Considerando ese alto porcentaje (75%-100%), estos aislados podrían considerarse candidatos con un alto potencial para su incorporación en estrategias de bioestimulación y manejo sostenible de cultivos.

Para evaluar la capacidad *in vitro* de adaptación de las bacterias endófitas frente a condiciones adversas, se realizó un ensayo *in vitro* de estrés hídrico simulado inducido por PEG-6000, considerando que estos microorganismos enfrentan de manera recurrente déficit hídrico en su nicho natural en Ayacucho.

El crecimiento bacteriano y el porcentaje de inhibición en presencia de PEG-6000 al 10 % y 20 % fueron evaluados con el fin de determinar la tolerancia de los aislamientos frente al estrés hídrico simulado en laboratorio. Los resultados evidenciaron una respuesta diferencial

entre los aislamientos, reflejando una variabilidad significativa en su capacidad de adaptación a condiciones de déficit hídrico.

A una concentración de PEG-6000 del 10 %, los aislamientos P5HO-1, P5RW-1 y P1RW registraron los menores porcentajes de inhibición del crecimiento (46,85 %, 43,53 % y 40,80 %, respectivamente), lo que respalda una mayor capacidad para mantener su actividad metabólica bajo estrés hídrico simulado moderado. Por otro lado, al incrementar la concentración de PEG-6000 al 20 %, los aislamientos P4HB-2, P5HO-1 y P5RW-1 mostraron el mejor desempeño relativo, con porcentajes de inhibición de 62,05 %, 50,86 % y 58,62 %, respectivamente, sugiriendo una mayor capacidad de adaptación frente a condiciones de estrés hídrico más severas. Debido a que los resultados no cumplieron con la normalidad y homogeneidad de varianzas, se decidió utilizar el método Kruskal-Wallis en ambos grupos de tratamiento (PEG-6000 al 10% y 20%) de la prueba se evidenciaron diferencias estadísticamente significativas entre los grupos evaluados ($H = 12.89$; $p = 0.0024$).

Los porcentajes evidencian que la tolerancia osmótica de los aislamientos al estrés hídrico simulado no depende únicamente de la intensidad del PEG-6000 aplicado, sino también de la capacidad de adaptación fisiológica a lo largo del tiempo. Los aislamientos P5RW-1 y P5HO-1 mostraron un desempeño consistentemente alto en prácticamente todas las condiciones evaluadas, una respuesta adaptativa estable frente al estrés hídrico simulado. De igual manera P4HB-2 destacó particularmente bajo la concentración más alta de PEG-6000, manteniéndose entre los grupos con mayor crecimiento tanto a las 24 como a las 48 h. Por el contrario, P3HI exhibió una sensibilidad relativa al estrés hídrico simulado, al presentar sistemáticamente los valores de crecimiento más bajos. La capacidad de los aislamientos más tolerantes para mantener su crecimiento en condiciones de baja disponibilidad de agua podría estar relacionada con mecanismos de ajuste osmótico, tales como la acumulación de osmoprotectores compatibles, la modificación de la composición de la membrana celular y la producción de exopolisacáridos, estrategias que han sido ampliamente asociadas con la

supervivencia microbiana y la promoción del crecimiento vegetal bajo condiciones de sequía en campo (Barau *et al.* 2025).

Desde una perspectiva aplicada, los aislamientos P5RW-1, P5HO-1 y P4HB-2 emergen como los candidatos más prometedores para futuros estudios de inoculación, debido a su capacidad de mantener un crecimiento sostenido bajo diferentes niveles de estrés hídrico simulado, una característica clave para el establecimiento y funcionamiento de bacterias promotoras del crecimiento vegetal en ambientes con limitada disponibilidad hídrica, sujeto a confirmación en condiciones de suelo.

Estos resultados son consistentes y, en algunos casos, superiores a los reportados por Majhi *et al.* (2025), quienes observaron que la bacteria endófita SMAJ-44 presentó un porcentaje de inhibición de 53,95 % frente a PEG-6000 al 10 %. En particular, P1RW mostró un desempeño superior bajo esta concentración, con un porcentaje de inhibición de 40,80 %, indicando una mayor tolerancia al estrés hídrico simulado inducido por PEG-6000.

En cuanto al crecimiento neto, P1RW alcanzó 0,46 OD, superando a las cepas SMAJ-44 (0,45 OD) y SMAJ-47 (0,30 OD) reportadas por Majhi *et al.* (2025). Por su parte, P5HO-1 se destacó por mantener un crecimiento neto de 0,32 OD bajo PEG-6000 al 20 % (−0.492 MPa), superior al de los demás aislamientos y coherente con su desempeño frente a concentraciones menores, lo que refleja una notable capacidad de adaptación a estrés hídrico extremo.

En comparación, Saleem *et al.* (2021) reportaron que las bacterias MN-54 y una cepa de *Enterobacter* alcanzaron porcentajes de inhibición de 65 % y 81 % en PEG-6000 al 10 % y 20 %, respectivamente, mientras que otros aislamientos mostraron 53 % y 87 % bajo las mismas condiciones. Los resultados obtenidos en el presente estudio superan estos valores, destacando el potencial de las bacterias aisladas frente al estrés.

Es importante resaltar que, aunque P5HO-1 no fue el aislamiento con menor inhibición a PEG-6000 al 10 %, alcanzó un crecimiento neto superior y menor porcentaje de inhibición a concentraciones más altas, indicando que la tolerancia al estrés hídrico simulado no aumenta

de forma proporcional al incremento de la concentración de PEG-6000.

Las bacterias que mantuvieron un crecimiento relativamente estable bajo estas condiciones demostraron una mayor capacidad de adaptación al estrés hídrico simulado, probablemente mediante la activación de mecanismos fisiológicos y bioquímicos como la síntesis de osmoprotectores compatibles, la producción de exopolisacáridos y la regulación del balance osmótico celular. Esto sugiere que cada aislamiento posee umbrales fisiológicos distintos frente al estrés hídrico simulado, cuya correspondencia con la tolerancia real a la sequía en campo deberá confirmarse en futuros ensayos *in vivo*.

Para evaluar la capacidad antagonista a nivel *in vitro* de las seis bacterias endófitas aisladas, se realizó un ensayo de antagonismo *in vitro* frente a *Fusarium* spp. Este enfoque permitió determinar la capacidad de los aislamientos bacterianos para inhibir el crecimiento del hongo y, por ende, su posible aplicación como agente de biocontrol. Los resultados evidenciaron una eficacia diferencial entre los aislamientos evaluados, pudiendo ser atribuida a al menos uno de los múltiples mecanismos de antagonismo, tales como la producción de metabolitos antifúngicos, y la competencia por nutrientes y espacio.

En el presente estudio, únicamente el aislamiento P5RB mostró una actividad antagonista evidente, alcanzando un porcentaje de inhibición del crecimiento radial (PICR) de 31,58 % al décimo día de incubación. Este valor es inferior al reportado por Pitiwittayakul *et al.* (2021), quienes observaron que siete de catorce cepas evaluadas frente a *Fusarium moniliforme* presentaron PICR superiores al 40 %, destacando la cepa CP15 con un 49 % de inhibición. Sin embargo, en ese mismo estudio se registraron cepas con valores de PICR comprendidos entre 16 % y 38 %, rango en el que se sitúa P5RB, lo que indica que, si bien su efecto antagonista es moderado, podría ser relevante bajo condiciones específicas o en combinación con otros agentes o estrategias de control biológico.

Resultados similares se observan en Gupta *et al.* (2022), quienes evaluaron ocho bacterias endófitas frente a *F. oxysporum* y hallaron que solo cuatro superaron 45 % de PICR

(destacando OS-25 con 73,59 %), mientras que tres se situaron entre 20 % y 35 %, rango comparable al de P5RB. Asimismo, Khanna *et al.* (2022) reportaron una inhibición fúngica altamente variable (14,34 %–69,38 %) entre aislamientos endófitos. Ambos estudios reflejan la heterogeneidad del potencial antagonista en este grupo bacteriano, lo que refuerza la relevancia de aislamientos con actividad intermedia, como P5RB, dentro de dicho espectro.

Cabe señalar que estas comparaciones deben interpretarse con cautela, ya que los estudios previos evaluaron distintas especies de *Fusarium*, las cuales presentan diferencias inherentes en su fisiología, tasa de crecimiento y susceptibilidad a los mecanismos de antagonismo bacteriano (Gupta *et al.* 2022). De todos modos, la comparación de rangos de inhibición permite contextualizar el desempeño de P5RB dentro del espectro de actividades reportadas para bacterias endófitas frente al hongo del género *Fusarium*, destacando que valores de inhibición intermedios han sido considerados relevantes en biocontrol.

Finalmente, se evaluó el efecto de seis bacterias seleccionadas bajo condiciones normales y de estrés hídrico simulado mediante una prueba de inoculación *in vivo* en semillas de *Z. mays* cultivadas en un medio suplementado con PEG-6000 al 20 % (−0,491 MPa). Después de un periodo de incubación se analizaron la longitud total de las plántulas, el índice de vigor y el porcentaje de germinación. El grupo sin estrés cumplió los supuestos de normalidad y homocedasticidad, por lo que fue analizado mediante ANOVA y prueba de Tukey (letras mayúsculas, Tabla 11); el grupo con estrés no cumplió dichos supuestos, por lo que se utilizó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis complementada con la prueba de Dunn (letras minúsculas, Tabla 11). En ambos grupos se observaron diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos. Es importante señalar que el diseño estadístico empleado, basado en comparaciones independientes mediante ANOVA/Tukey (condición sin estrés) y Kruskal-Wallis/Dunn (condición con estrés), permite establecer diferencias entre tratamientos dentro de cada nivel de estrés, pero no incorpora un factor de interacción que permita probar estadísticamente si el efecto promotor de las bacterias varía en

función del grado de estrés hídrico simulado al que están sometidas las plántulas. Dicho de otro modo, el enfoque actual no permite determinar matemáticamente si la magnitud del beneficio conferido por los aislados bacterianos se incrementan específicamente bajo condiciones con mayor estrés hídrico simulado, aunque la tendencia observada en los datos (mayores incrementos porcentuales relativos bajo estrés que en condiciones normales) sugiere esa posibilidad. Las plántulas inoculadas en condiciones normales presentaron una mayor longitud total que el control (10 cm), alcanzando valores entre 15 y 25 cm aproximadamente. Destacaron los aislamientos P5RW-1 (25 cm), P5RB (20 cm) y P4HB-2 (19 cm), equivalentes a incrementos de 147,52 %, 96,78 % y 87,71 % respectivamente, respecto al control. Estos resultados respaldan el PGP de los seis aislamientos evaluados.

Con el fin de superar esta limitación metodológica y probar formalmente si el efecto de las bacterias varía según el nivel de estrés hídrico, se complementó el análisis con un diseño factorial que incorpora explícitamente el término de interacción tratamiento × estrés. Para la variable germinación, de naturaleza binaria, se ajustó un modelo lineal generalizado (GLM) con distribución binomial, mientras que para la variable longitud de plántula, al no cumplirse los supuestos de normalidad y homocedasticidad de forma conjunta entre ambos niveles de estrés, se aplicó la prueba no paramétrica de análisis factorial del ANOVA de dos vías; en los casos en que los supuestos paramétricos sí se cumplieron se utilizó adicionalmente un ANOVA factorial clásico con prueba post hoc de Tukey. Este enfoque permitió evaluar, de manera estadísticamente explícita, tanto los efectos principales (tratamiento bacteriano y nivel de estrés) como su interacción. Los resultados de estos análisis complementarios mostraron evidencia consistente, en ambas variables evaluadas, de una interacción significativa entre el tratamiento bacteriano y el nivel de estrés hídrico simulado, confirmando que el efecto promotor de determinados aislamientos —particularmente P5RW-1, P5RB y P5HO-1— no es constante, sino que se intensifica bajo condiciones de mayor estrés hídrico simulado, mitigando parcialmente su impacto negativo sobre la germinación y,

de forma más marcada, sobre el crecimiento inicial de las plántulas. En contraste, los aislamientos P1RW y P3HI mostraron un patrón de protección intermedio y menos consistente entre variables y niveles de estrés, mientras que el control sin inóculo resultó sistemáticamente el más afectado por el PEG-6000, tanto en germinación como en longitud de plántula. De esta manera, el análisis factorial no solo corrobora la tendencia observada de mayores incrementos relativos bajo estrés que en condiciones normales, sino que la sustenta matemáticamente, fortaleciendo la evidencia del potencial de estos aislamientos como agentes promotores del crecimiento vegetal con capacidad de mitigar activamente el estrés hídrico en *Z. mays*.

Estos hallazgos son consistentes con lo reportado por Chukwuneme *et al.* (2020), quienes inocularon *Streptomyces pseudovenezuelae* y *Arthrobacter arilaitensis* en semillas de *Z. mays* y observaron incrementos de hasta 40 % en la longitud total de las plántulas (12 cm y 13 cm, frente a 9,5 cm del control). Aunque los incrementos porcentuales del presente estudio fueron mayores, ambos trabajos coinciden en que la inoculación bacteriana mejora significativamente el crecimiento temprano de la plántula.

En el segundo parámetro, el índice de vigor que, de manera concordante con la longitud, las semillas inoculas con bacterias endófitas al ser evaluadas registraron índices de vigor superiores al control (490983,00 ± 21,00). P5RW-1 alcanzó el valor más alto (2434,00 ± 72,00), seguido de P5RB (1968,00 ± 21,00) y P4HB-2 (1846,00 ± 53,00). Según la prueba de Tukey todos los grupos representaron diferencias estadísticas significativas, donde P5RW-1 presentó el índice de vigor más alto, seguido de P5RB y P4HB-2, ubicándose el control sin inocular en el último lugar. Comparativamente, estos valores superaron a los reportados por Chukwuneme *et al.* (2020) (888,3 y 1086,3, frente a 675,6 del control), aunque ambos estudios coinciden en que la inoculación mejora el vigor de la plántula respecto al control no inoculado.

Bajo estas condiciones, el tercer parámetro definido como el porcentaje de germinación

fue cercano al 100% tanto en el control como en todos los tratamientos inoculados, por lo que la inoculación no modificó de manera visible este parámetro. Esto indica que, en ausencia de estrés, el efecto promotor de las bacterias se manifestó principalmente en la longitud y el vigor de la plántula, y no en la germinación.

El efecto de la inoculación bacteriana a las semillas de *Z. mays* bajo estrés hídrico simulado (PEG-6000 al 20%) causo que la longitud de las plántulas disminuya respecto a las condiciones sin estrés en todos los tratamientos; no obstante, los aislados evaluados promovieron valores entre 5 y 8 cm, superando ampliamente al control bajo estrés (2 cm). Destacaron P5RW-1 (8 cm) y el grupo de bacterias endófitas compuesto por P5HO-1, P5RB y P4HB-2 con 7 cm cada uno. En particular, P5RW-1 mantuvo el valor más alto, lo que sugiere una mayor eficiencia de este aislado para sostener el crecimiento vegetal bajo condiciones osmóticamente restrictivas.

Este comportamiento coincide con lo señalado por Verma *et al*. (2016) para bacterias PGP capaces de favorecer la tolerancia al estrés hídrico mediante mecanismos como la síntesis de fitohormonas, la modulación del balance hormonal vegetal, la producción de exopolisacáridos y la mejora en la adquisición de nutrientes. De manera similar, Ehinmitan *et al.* (2024) reportaron que, bajo estrés hídrico simulado, las cepas EMK13 y EK27 promovieron longitudes de 6,60 cm y 6,10 cm, superiores al control (5,60 cm), y en condiciones de mayor restricción hídrica (−0,5 MPa) alcanzaron 5,30 cm y 5,10 cm frente a 0,70 cm del control. Si bien los valores absolutos difieren entre estudios —posiblemente por diferencias en las especies bacterianas evaluadas—, ambos trabajos coinciden en que la inoculación con bacterias endófitas atenúa el efecto negativo del estrés hídrico simulado sobre el crecimiento inicial de la plántula.

Para el parámetro, índice de vigor, la mayoría de los tratamientos se distribuyeron en categorías intermedias. Los aislados, P5RW-1, P5RB y P5HO-1 alcanzaron los valores más altos (; 589,00 ± 22,00; 578,00 ± 27,00 y 485,00 ± 45,00 respectivamente), ubicándose

P5RW-1 en el grupo (d). Este resultado sugiere que dicho aislamiento no solo promueve el crecimiento en condiciones favorables, sino que también contribuye a preservar el vigor de la plántula cuando la disponibilidad de agua es limitada. La capacidad de mantener simultáneamente valores elevados de longitud y de vigor bajo estrés sugiere que los efectos observados no se explican exclusivamente por una mejora en la disponibilidad de nutrientes, sino también por mecanismos fisiológicos adicionales — como la síntesis de fitohormonas, la modulación hormonal del hospedero y la producción de exopolisacáridos asociados al ajuste osmótico— descritos por Verma *et al.* (2016) en bacterias

PGP para sostener el desarrollo vegetal bajo restricción hídrica. Comparativamente, estos valores superaron a los reportados por Chukwuneme *et al.* (2020) para *S. pseudovenezuelae* (417) y *A. arilaitensis* (492,8) bajo estrés, aunque este último se ubica dentro del rango observado en el presente estudio. La tendencia también es consistente con lo descrito por Ehinmitan *et al.* (2024), quienes registraron índices de vigor bajo estrés de 265,00 (EMK13) y 340,02 (EK27) a −0,5 MPa.

Para el parámetro porcentaje de germinación (%), a diferencia de lo observado bajo condiciones sin estrés (100 % en todos los tratamientos), las seis bacterias evaluadas permitieron la germinación con respuestas diferenciadas entre aislados. P4HB-2, P3HI y P1RW presentaron porcentajes entre 45 % y 60 %, mientras que P5HO-1, P5RW-1 y P5RB mostraron valores superiores (70 %–80 %), destacando P5RB con el mayor porcentaje (80 %). Estos resultados son congruentes con lo reportado por Chukwuneme *et al.* (2020) (50 % y 55 % para *S. pseudovenezuelae* y *A. arilaitensis*, respectivamente) y por Ehinmitan *et al.* (2024), quienes registraron 50 % y 66,67 % de germinación para las cepas EMK13 y EK27 bajo estrés, frente a 13,33 % del control. Considerando que, en ausencia de estrés, la germinación no se vio afectada por la inoculación (100 % en control y tratamientos), mientras que bajo estrés hídrico simulado sí se observaron diferencias marcadas entre tratamientos y frente al control, estos resultados evidencian, que el efecto promotor de estos endófitos se puede manifestar de

manera más marcada en la germinación cuando las plantas se encuentran sometidas a condiciones ambientales adversas.

Los aislamientos endófitos de *C. spinosa* que destacaron en las pruebas *in vivo* en la promoción del crecimiento de *Z. mays* fueron P5HO-1, P5RW-1, P5RB y P4HB-2, al registrar mayores porcentajes de germinación, mayor longitud total de plántula y valores superiores del índice de vigor, tanto en condiciones sin estrés como bajo estrés hídrico simulado. Este desempeño es consistente con los resultados obtenidos en la prueba *in vitro* de tolerancia al estrés hídrico simulado inducido por PEG-6000 al 20 % (−0,491 MPa), en la cual estos mismos aislados presentaron los menores porcentajes de inhibición del crecimiento, evidenciando una elevada capacidad de adaptación a condiciones osmóticamente restrictivas.

Los resultados obtenidos evidenciaron, además, que las seis bacterias endófitas establecieron una interacción positiva con *Z. mays*, a pesar de haber sido aisladas originalmente del microbioma de *C. spinosa*. Esto sugiere que los endófitos evaluados podrían presentar un carácter generalista, capaz de colonizar e influir favorablemente en una especie vegetal filogenéticamente distinta a su hospedero original. Este tipo de compatibilidad cruzada ha sido reportado previamente: Admassie *et al.* (2021) demostraron que bacterias endófitas aisladas de pimiento promovieron el crecimiento de *Arabidopsis thaliana*, y Hassan *et al*. (2017) reportaron efectos positivos de endófitos provenientes de *Teucrium polium* sobre el crecimiento de *Z. mays.*

Los mecanismos que podrían explicar esta compatibilidad cruzada estarían probablemente asociados a procesos de colonización como la quimiotaxis, la producción de adhesinas, la formación de biofilm y la producción de enzimas de degradación de pared celular (Kandel *et al.* 2017). Sin embargo, es necesario llevar a cabo ensayos moleculares o de expresión génica que permitieran confirmar la actividad de los genes funcionales de los aislados en el hospedero de maíz, para afirmar de manera categórica que exista una transferencia funcional de tipo metabólico o fisiológico. Los resultados fenotípicos observados —PGP y del

vigor en un hospedero filogenéticamente distinto al de origen— son compatibles con esta hipótesis, pero su confirmación requeriría estudios adicionales, como ya se mencionó con la actividad enzimática específica en el sistema radicular del maíz.

Cabe señalar que los resultados obtenidos corresponden exclusivamente a ensayos en condiciones controladas de laboratorio en los cuales el PEG-6000 al 20% reproduce el potencial hídrico simulado, pero no refleja completamente la complejidad del déficit hídrico en condiciones de suelo. De acuerdo con Amaya-Gómez *et al.* (2020), la validación de microorganismos con potencial PGP debe realizarse de manera progresiva mediante ensayos de laboratorio, invernadero y campo. Por ello, los aislados identificados en este estudio deben considerarse candidatos preliminares, cuya eficacia requiere confirmarse primero en invernadero y posteriormente en campo antes de plantear su aplicación como bioinsumos microbianos.

Finalmente, cabe mencionar que los resultados obtenidos en el presente estudio coinciden con lo reportado por Chukwuneme *et al.* (2020, Khanna *et al.* (2022), Ehinmitan *et al.* (2024) y Majhi *et al.* (2025), quienes señalaron que las cepas bacterianas con mejor desempeño en la promoción del crecimiento vegetal fueron aquellas previamente seleccionadas por sus capacidades nutricionales y su tolerancia al estrés hídrico simulado. Esta concordancia respalda la solidez del enfoque de selección empleado en el presente trabajo y su utilidad para identificar aislados con potencial aplicación como bioinsumos microbianos.

8. Conclusiones

1. Se aislaron 47 bacterias endófitas a partir de plantas de *Caesalpinia spinosa* colectadas en el distrito de Iguain, departamento de Ayacucho, evidenciando la presencia de una microbiota endofítica asociada con esta especie vegetal.
2. Las bacterias endófitas aisladas demostraron, a nivel *in vitro*, capacidad PGP, incluyendo la capacidad potencial de fijación biológica de nitrógeno (15), la

solubilización de fosfato (nueve) y potasio (dos), y producción de amoníaco (seis), además de presentar tolerancia a condiciones de estrés hídrico simulado, destacando un grupo de seis bacterias, de las cuales cuatro bacterias (P5HO-1, P5RW-1, P5RB y P4HB-2) mostraron el mayor potencial biotecnológico al combinar capacidades PGP y tolerancia al estrés hídrico simulado.

3. De los aislamientos endófitos seleccionados provenientes de *C. spinosa*, la bacteria P5RB demostró actividad antagonista efectiva contra el hongo *Fusarium* spp, impidiendo su desarrollo tras 10 días de incubación.
4. La inoculación de las bacterias seleccionadas en semillas de *Z. mays*, bajo condiciones normales y de estrés hídrico simulado, incrementó la germinación, la longitud y el vigor de las plántulas, destacando los aislamientos P5HO-1, P5RW-1, P5RB y P4HB-2. En particular, P5RW-1 promovió el mayor incremento en la longitud de las plántulas bajo estrés hídrico simulado (8 cm, frente a 2 cm en el control), evidenciando una mitigación notable de los efectos adversos del estrés. Estos resultados respaldan el potencial de los aislados evaluados como candidatos preliminares para su uso como bioinsumo microbiano.

9. Recomendaciones

1. Se recomienda realizar ensayos adicionales para determinar si las seis bacterias endófitas poseen otras características asociadas a la promoción del crecimiento vegetal. Como la producción de ácido indolacético (AIA), la síntesis de sideróforos de manera cuantitativa y cualitativa, la actividad de ACC desaminasa y la producción de exopolisacáridos. Para cada una de estas características, se sugiere implementar metodologías estandarizadas que permitan cuantificar con precisión la magnitud de cada rasgo y comparar la eficacia relativa de cada aislamiento microbiano.
2. Se sugiere ampliar el conjunto de variables fisiológicas y evaluar diferentes concentraciones de PEG-6000 en las evaluaciones *in vitro* con semillas de *Z. mays*

inoculadas con bacterias endófitas, incorporando la determinación de la conductancia estomática, la tasa de transpiración, la tasa de fotosíntesis, el potencial hídrico foliar y producción de biomasa; adicionalmente, se recomienda el uso de índices espectrales, como el NDMI (índice de humedad de diferencia normalizada), con el fin de lograr una caracterización integral de la respuesta fisiológica de la planta frente a la inoculación microbiana bajo condiciones controladas.

3. Se recomienda realizar estudios bioquímicos y moleculares de las seis bacterias endófitas que mostraron características PGP, con el fin de clasificarlas taxonómicamente como parte de la microbiota de *Caesalpinia spinosa*. Esta identificación resulta fundamental para garantizar la trazabilidad y seguridad de los aislamientos, así como para su potencial escalamiento y aplicación biotecnológica en sistemas agrícolas o de biofertilización.
4. Se recomienda realizar experimentos de escalamiento para evaluar si las bacterias endófitas seleccionadas mantienen o superan las respuestas observadas en ensayos *in vitro*, comenzando con experimentos en maceta y posteriormente en campo. Estos estudios permitirán determinar su efectividad en la promoción del crecimiento *de Z. mays* y otras especies de importancia agrícola en Perú, especialmente bajo condiciones de estrés hídrico, contribuyendo a la mitigación de los efectos de la sequía y a la mejora de la productividad agrícola.

10. Referencias bibliográficas

Abdullahi, M., Oyeyiola, G. P., & Sule, I. O. (2022). Assessment of phosphate solubilization, indole acetic acid and ammonia production by bacteria and fungi isolated from the rhizosphere of Guinea Corn (*Sorghum bicolor*). UMYU Journal of Microbiology Research, 7(1), 47-55. https://doi.org/10.47430/ujmr.2271.008

Abdou, A. H., Alkhateeb, O. A., Hamed Mansour, H. E., Ghazzawy, H. S., Albadrani, M. S., Al-Harbi, N. A., & Abdelaal, K. (2023). Application of Plant Growth-Promoting

Bacteria as an Eco-Friendly Strategy for Mitigating the Harmful Effects of Abiotic Stress on Plants. Phyton (0031-9457), 92(12). https://doi.org/10.32604/phyton.2023.044780

Abedinzadeh, M., Etesami, H., & Alikhani, H. A. (2019). Characterization of rhizosphere and endophytic bacteria from roots of maize (*Zea mays* L.) plant irrigated with wastewater with biotechnological potential in agriculture. Biotechnology Reports, 21, e00305. https://doi.org/10.1016/j.btre.2019.e00305

Adeleke, B. S., & Babalola, O. O. (s. f.). Biotechnological overview of agriculturally important endophytic fungi. Horticulture Environment And Biotechnology, 62(4), 507-520. https://doi.org/10.1007/s13580-021-00334-1

Adhikari, P., & Pandey, A. (2019). Phosphate solubilization potential of endophytic fungi isolated from *Taxus wallichiana* Zucc. roots. Rhizosphere, 9, 2-9. https://doi.org/10.1016/j.rhisph.2018.11.002

Admassie, M., Wold-Hawariat, Y., & Alemu, T. (2021). Characterization and Diversity of plant growth promoting Endophytic and Rhizosphere Bacteria isolated from the Rhizosphere and tissues of Pepper and their effect on plant growth promotion and disease suppression of *Phytophthora capsici*. https://doi.org/10.21203/RS.3.RS-422729/V1

Aftab, T., & Hakeem, K. R. (2020). Plant micronutrients. Springer: Berlin/Heidelberg, Germany. https://link.springer.com/book/10.1007/978-3-030-49856-6

ALKahtani, M. D. F., Fouda, A., Attia, K. A., Al-Otaibi, F., Eid, A. M., Ewais, E. E.-D., Hijri, M., St-Arnaud, M., Hassan, S. E.-D., Khan, N., Hafez, Y. M., & Abdelaal, K. A. A. (2020). Isolation and Characterization of Plant Growth Promoting Endophytic Bacteria from Desert Plants and Their Application as Bioinoculants for Sustainable Agriculture. Agronomy, 10(9), 1325. https://doi.org/10.3390/agronomy10091325

Al-Rashdi, F. K. H., Al-Sadi, A. M., Al-Riyamy, B. Z., Maharachchikumbura, S. S., Al-Sabahi, J. N., & Velazhahan, R. (2022). Endophytic fungi from the medicinal plant *Aloe*

dhufarensis Lavranos exhibit antagonistic potential against phytopathogenic fungi. South African Journal Of Botany, 147, 1078-1085. https://doi.org/10.1016/j.sajb.2020.05.022

Alum, E. U., Nwuruku, O. A., Uti, D. E., Echegu, D. A., Ugwu, O. P. C., Egba, S. I., & Aja, P. M. (2026). Unlocking the potential of endophytes in enhancing plant secondary metabolite biosynthesis. Biochemistry and Biophysics Reports, 45, 102385. https://doi.org/10.1016/j.bbrep.2025.102385

Akram, S., Ahmed, A., He, P., He, P., Liu, Y., Wu, Y., Munir, S., & He, Y. (2023). Uniting the Role of Endophytic Fungi against Plant Pathogens and Their Interaction. Journal Of Fungi, 9(1), 72. https://doi.org/10.3390/jof9010072

Amante LLamocuri, A. R., & Flores Conde, J. K. (2024). Inversión pública agropecuaria y crecimiento económico en el Perú, periodo 2012-2022. http://repositorio.unsch.edu.pe/handle/UNSCH/6548

Amaya-Gómez, C. V., Porcel, M., Mesa-Garriga, L., & Gómez-Álvarez, M. I. (2020). A framework for the selection of plant growth-promoting rhizobacteria based on bacterial competence mechanisms. Applied and Environmental Microbiology, 86(14), e00760-20. https://doi.org/10.1128/AEM.00760-20

Ameen, M., Mahmood, A., Sahkoor, A., Zia, MA y Ullah, MS (2024). El papel de los endófitos en la lucha contra el estrés abiótico en las plantas. Plant Stress, 12, 100435. https://doi.org/10.1016/j.stress.2024.100435

Anand, U., Pal, T., Yadav, N. et al. Current Scenario and Future Prospects of Endophytic Microbes: Promising Candidates for Abiotic and Biotic Stress Management for Agricultural and Environmental Sustainability. Microb Ecol 86, 1455–1486 (2023). https://doi.org/10.1007/s00248-023-02190-1

Arora, P., Tabssum, R., Gupta, A. P., Kumar, S., & Gupta, S. (2024). Optimization of indole acetic acid produced by plant growth promoting fungus, aided by response surface

methodology. Heliyon, 10(14). https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2024.e34356

Azizah, H., Rahajeng, S. M., & Jatmiko, Y. D. (2020). Isolation and screening of phosphate and potassium solubilizing endophytic bacteria in Maize (*Zea mays L.*). J. Exp. Life Sci, 10(3). https://doi.org/10.21776/UB.JELS.2020.010.03.04

Baba, Z. A., Hamid, B., Sheikh, T. A., Alotaibi, S. H., El Enshasy, H. A., Ansari, M. J. & Sayyed, R. Z. (2021). Psychrotolerant *Mesorhizobium* sp. isolated from temperate and cold desert regions solubilizes potassium and produces multiple plant growth promoting metabolites. Molecules, 26(19), 5758. https://doi.org/10.3390/molecules26195758

Baruah, P., Saikia, P., Gogoi, J. et al. Differential impacts of various plant growth-promoting and osmotic tolerant bacterial strains on proline and sugar accumulation to enhance stress adaptations in tea plants. Int Microbiol 28, 2551–2564 (2025). https://doi.org/10.1007/s10123-025-00709-9

Bashir, A., Khan, Q.U., Alem, A., Hendi, A.A., Zaman, U., Khan, S.U., Rehman, K.U., Khan, A.A., Ullah, I., Anwar, Y.; et al. Zinc and Potassium Fertilizer Synergizes Plant Nutrient Availability and Affects Growth, Yield, and Quality of Wheat Genotypes. Plants 2023, 12, 2241. https://doi.org/10.3390/plants12122241

Biswas, S., Philip, I., Jayaram, S., & Sarojini, S. (2023). Endophytic bacteria *Klebsiella* spp. and *Bacillus* spp. from *Alternanthera philoxeroides* in Madiwala Lake exhibit additive plant growth-promoting and biocontrol activities. Journal Of Genetic Engineering And Biotechnology, 21(1), 153. https://doi.org/10.1186/s43141-023-00620-8

Bogati, K., & Walczak, M. (2022). The impact of drought stress on soil microbial community, enzyme activities and plants. Agronomy, 12(1), 189. https://doi.org/10.3390/agronomy12010189

Bouremani, N., Cherif-Silini, H., Silini, A., Rabhi, N. E. H., Bouket, A. C., & Belbahri, L. (2024). Osmotolerant plant growth promoting bacteria mitigate adverse effects of drought stress on wheat growth. AIMS microbiology, 10(3), 507.

https://doi.org/10.3934/microbiol.2024025

Cai, XQ; Lin, N.; Chen, W.; Hu, FP. Efectos del control sobre la enfermedad del tizón velloso del lichi por la cepa bacteriana endófita Tb2 y sus proteínas relacionadas con la patogénesis. Acta Hortic. 2010, 863, 631–636. https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2010.863.89

Carhuavilca, D. Producción nacional Diciembre 2023. En INEI (N° 2, febrero 2024). https://cdn.www.gob.pe/uploads/document/file/5863501/5196026-informe-tecnico-produccion-nacional-n-2-febrero-2024.pdf

Chaudhary, P., Agri, U., Chaudhary, A., Kumar, A. y Kumar, G. (2022). Endófitos y su potencial en el manejo del estrés biótico y la producción de cultivos. Frontiers in Microbiology, 13, 933017. https://doi.org/10.3390/microorganisms11051276

Chaudhry, V., Runge, P., Sengupta, P., Doehlemann, G., Parker, J. E., & Kemen, E. (2021). Shaping the leaf microbiota: plant–microbe–microbe interactions. Journal of Experimental Botany, 72(1), 36-56. https://doi.org/10.1093/jxb/eraa417

Chi, Y., Ali, S., Lin, J., Yang, L., & Zhou, X. (2026). La humedad del suelo y la movilidad de los nutrientes influyen en la partición y translocación del nitrógeno en el maíz (*Zea mays L.*) bajo diversos regímenes de agua y nitrógeno. European Journal of Agronomy , 173 , 127914. https://doi.org/10.1016/j.eja.2025.127914

Christian, N., Sedio, B. E., Florez-Buitrago, X., Ramírez-Camejo, L. A., Rojas, E. I., Mejía, L. C., Palmedo, S., Rose, A., Schroeder, J. W., & Herre, E. A. (2020). Host affinity of endophytic fungi and the potential for reciprocal interactions involving host secondary chemistry. American Journal Of Botany, 107(2), 219-228. https://doi.org/10.1002/ajb2.1436

Chowdappa, S., Jagannath, S., Konappa, N., Udayashankar, A. C., & Jogaiah, S. (2020). Detection and Characterization of Antibacterial Siderophores Secreted by Endophytic Fungi from *Cymbidium aloifolium*. Biomolecules, 10(10), 1412.

https://doi.org/10.3390/biom10101412

Chumacero, E. Encuesta Nacional Agropecuaria 2022. (2023). https://www.inei.gob.pe/media/MenuRecursivo/publicaciones_digitales/Est/Lib1912/libro.pdf

Chukwuneme, C. F., Babalola, O. O., Kutu, F. R., & Ojuederie, O. B. (2020). Characterization of actinomycetes isolates for plant growth promoting traits and their effects on drought tolerance in maize. Journal of Plant Interactions, 15(1), 93–105. https://doi.org/10.1080/17429145.2020.1752833

Cohen, A. C., Travaglia, C. N., Bottini, R., & Piccoli, P. N. (2009). Participation of abscisic acid and gibberellins produced by endophytic *Azospirillum* in the alleviation of drought effects in maize. Botany, 87(5), 455-462. https://doi.org/10.1139/B09-023

Cordero, I., Jiménez, MD, Delgado, JA, Villegas, L., & Balaguer, L. (2016). Estructura espacial y demográfica de los rodales de tara (*Caesalpinia spinosa*) en Perú: Influencia del manejo forestal actual y pasado. Forest Ecology and Management, 377, 71-82. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.06.034

Cordero, I., Pueyo, JJ, y Rincón, A. (2024). La biofertilización con rizobacterias nativas promotoras del crecimiento vegetal aumenta la tolerancia de la leguminosa neotropical *Caesalpinia spinosa* al déficit hídrico. Forest Ecology and Management, 558, 121786. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2024.121786

Cordero, I., Ruiz-Díez, B., Balaguer, L., Richte, A., Pueyo J. y Rincón, A. (2017). Comunidad microbiana rizosférica de Caesalpinia spinosa (Mol.) Kuntze en zonas conservadas y deforestadas del bosque de niebla de Atiquipa en Perú. Ecología del Suelo Aplicada, Volumen 114. https://doi.org/10.1016/j.apsil.2017.02.015

Das, P. P., Singh, K. R., Nagpure, G., Mansoori, A., Singh, R. P., Ghazi, I. A. & Singh, J. (2022). Plant-soil-microbes: A tripartite interaction for nutrient acquisition and better plant growth for sustainable agricultural practices. Environmental Research, 214,

113821. https://doi.org/10.1016/j.envres.2022.113821

Dastogeer, K. M. G., Oshita, Y., Yasuda, M., Kanasugi, M., Matsuura, E., Xu, Q., & Okazaki, S. (2020). Host Specificity of Endophytic Fungi from Stem Tissue of Nature Farming Tomato (*Solanum lycopersicum* Mill.) in Japan. Agronomy, 10(7), 1019. https://doi.org/10.3390/agronomy10071019

De La Cruz-Noriega, M., Benites, S. M., Rodríguez-Haro, I. M., Salazar-Castillo, M. L., Rojas-Villacorta, W., Otiniano, N. M., & Rojas-Flores, S. (2023). Antimicrobial potential of Tara hydroalcoholic extract (*Caesalpinia spinosa*) against *Streptococcus* associated with strep throat. Processes, 11(6), 1754. https://doi.org/10.3390/pr11061754

De Lima, J. D., Monteiro, P. H. R., Rivadavea, W. R., Barbosa, M., Cordeiro, R. D., Garboggini, F. F.,. & da Silva, G. J. (2024). Potential of endophytic bacteria from *Acacia mearnsii*: Phosphate solubilization, indole acetic acid production, and application in wheat. Applied Soil Ecology, 196, 105315. https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2024.105315

Dostert, N., Roque, J., Brokamp, G., Cano, A., La Torre, M. I., Weigend, M., & Luebert, F. (2009). Factsheet: Datos botánicos de Tara. *Caesalpinia spinosa* (Molina) Kuntze. http://localhost:8080/xmlui/handle/123456789/191

Dubey, A., Saiyam, D., Kumar, A., Hashem, A., Abd_Allah, E. F., & Khan, M. L. (2021). Bacterial root endophytes: Characterization of their competence and plant growth promotion in soybean (*Glycine max* (L.) Merr.) under drought stress. International Journal of Environmental Research and Public Health, 18(3), 931. https://doi.org/10.3390/ijerph18030931

Duke, J. A. 1981. *Caesalpinia spinosa.* In: Handbook of Legumes of World Economic Importance. Plenum Press, New York. 32-33. https://doi.org/10.1007/978-1-4684-8151-8

Duhan, P., Bansal, P., & Rani, S. (2020). Isolation, identification and characterization of

endophytic bacteria from medicinal plant *Tinospora cordifolia*. South African Journal of Botany, 134, 43-49. https://doi.org/10.1016/j.sajb.2020.01.047

Ehinmitan, E., Siamalube, B., Mamati, E., Ngumi, V., Juma, P. y Losenge, T. (2024). Evaluación de las propiedades promotoras del crecimiento y de tolerancia a la sequía de especies endófitas de *Methylobacterium* spp. en suelos semiáridos de Kenia. Scope, 14 (3), 924-940. https://hal.science/hal-04844456/

Eevers, N., Gielen, M., Sánchez-López, A., Jaspers, S., White, JC, Vangronsveld, J., & Weyens, N. (2015). Optimización del aislamiento y cultivo de endófitos bacterianos mediante la adición de extracto vegetal a medios nutritivos. Biotecnología microbiana, 8 (4), 707-715. https://doi.org/10.1111/1751-7915.12291

Eid, A. M., Fouda, A., Abdel-Rahman, M. A., Salem, S. S., Elsaied, A., Oelmüller, R., Hijri, M., Bhowmik, A., Elkelish, A., & Hassan, S. E. (2021). Harnessing Bacterial Endophytes for Promotion of Plant Growth and Biotechnological Applications: An Overview. Plants, 10(5), 935. https://doi.org/10.3390/plants10050935

Eke, P., Kumar, A., Sahu, K. P., Wakam, L. N., Sheoran, N., Ashajyothi, M., & Fekam, F. B. (2019). Endophytic bacteria of desert cactus (*Euphorbia trigonas* Mill) confer drought tolerance and induce growth promotion in tomato (*Solanum lycopersicum* L.). Microbiological research, 228, 126302. https://doi.org/10.1016/j.micres.2019.126302

Elsharif, N. A., Awamie, M. W. E., & Matuoog, N. (2023). Will the endophytic fungus *Phomopsis liquidambari* increase N-mineralization in maize soil? PLoS ONE, 18(11), e0293281. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0293281

EL Sabagh, A., Islam, M. S., Hossain, A., Iqbal, M. A., Mubeen, M., Waleed, M.& Abdelhamid, M. T. (2022). Phytohormones as growth regulators during abiotic stress tolerance in plants. Frontiers in Agronomy, 4, 765068. https://doi.org/10.3389/fagro.2022.765068

Esenarro, D., Vasquez, P., Ramos, P., Acosta-Banda, A., & Gutierrez, L. (2025). Green Belt as

a Strategy to Counter Urban Expansion in Lomas del Paraíso, Lima—Peru. Forests, 16(8), 1310. https://doi.org/10.3390/f16081310

Etesami, H. (2026). Engineering the holobiont: A quantitative framework for identifying bacteria growth-promoting plants (BGPPs) and the path to predictive microbiome management. Rhizosphere, 101300. https://doi.org/10.1016/j.rhisph.2026.101300

Ezziyyani, M.; Pérez, S. C.; Requena, M. E.; Rubio, L. y Candela, M. E. 2004. Biocontrol por *Streptomyces rochei -Ziyani-*, de la podredumbre del pimiento (*Capsicum annuum L.)* causada por *Phytophthora capsici*. Anales de Biología 26: 69-78. https://revistas.um.es/analesbio/article/view/30471

Foods.Pe. (2021, 26 noviembre). El Maíz Gigante: ¿qué es?, historia, cultivo, valor nutricional, usos, recetas y más. - Centro Nacional de Alimentación y Nutrición del Ministerio de Salud del Perú-Superalimentos del Perú. https://foods.pe/el-maiz-gigante/

Fatimah, F., Fadilah, R. L. A., Millah, A. I., Nurhariyati, T., Irawan, B., Ni'matuzahroh, N. M., & Ramly, Z. A. (2022). Ability test of IAA (Indole-3-Acetic Acid) hormone-producing endophytic bacteria from Lamongan Mangrove. Jurnal Riset Biologi dan Aplikasinya, 4(1), 42-50. https://doi.org/10.26740/jrba.v4n1.p.42-50.

Feng, Y., Tian, B., Xiong, J. et al. Exploring IAA biosynthesis and plant growth promotion mechanism for tomato root endophytes with incomplete IAA synthesis pathways. Chem. Biol. Technol. Agric. 11, 187 (2024). https://doi.org/10.1186/s40538-024-00712-8

Forde, B. G. (2000). Nitrate transporters in plants: structure, function and regulation. Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Biomembranes, 1465(1-2), 219-235. https://doi.org/10.1016/S0005-2736(00)00140-1

Galicia, L., Nurit, E., Rosales-Nolasco, A., & Palacios-Rojas, N. (2009). Maize nutrition quality and plant tissue analysis laboratory: Laboratory protocols 2008. https://repository.cimmyt.org/server/api/core/bitstreams/1073413d-a0c7-4fd6-8e9c-

d1f20e31cf1c/content

García, L. G. (2023). El papel de la plasticidad fenotípica en la dinámica y el desempeño de los policultivos anuales. https://ru.dgb.unam.mx/server/api/core/bitstreams/74c10402-b31f-4150-bcb7-08fddde19366/content

Giménez, L. (s.f.). Producción de maíz con estrés hídrico provocado en diferentes etapas de desarrollo. http://www.scielo.edu.uy/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S2301-15482012000200011

Gupta, G., Panwar, J., Akhtar, M.S., Jha, P.N. (2012). Endophytic Nitrogen-Fixing Bacteria as Biofertilizer. In: Lichtfouse, E. (eds) Sustainable Agriculture Reviews. Sustainable Agriculture Reviews, vol 11. Springer, Dordrecht. https://doi.org/10.1007/978-94-007-5449-2_8

Gupta, S., Pandey, S. y Sharma, S. (2022). Descifrando la promoción del crecimiento vegetal y el potencial antagónico de los endófitos bacterianos de *Ocimum sanctum Linn*. contra el patógeno de pudrición radicular *Fusarium oxysporum* en *Pisum sativum*. Frontiers in Plant Science , 13 , 813686. http://doi.org/10.3389/fpls.2022.813686

Gogoi, P., Kamle, M. & Kumar, P. (2023). Endophytic bacteria associated with rice: role in biotic and abiotic stress protection and plant growth promotions. World Journal of Environmental Biosciences, 12(1-2023), 1-9. https://doi.org/10.51847/ELxLUdbokK

Gordon, S.A. y Weber, R.P. (1951). Colorimetric Estimation of indoleacetic Acid. Plant Physiology, 26(1), 192–195. https://doi.org/10.1104/pp.26.1.192

Hassan, S. E. (2017). Plant growth-promoting activities for bacterial and fungal endophytes isolated from medicinal plant of *Teucrium polium* L. Journal Of Advanced Research, 8(6), 687-695. https://doi.org/10.1016/j.jare.2017.09.001

Hasanuzzaman, M.; Bhuyan, M.H.M.B.; Nahar, K.; Hossain, M.S.; Mahmud, J.A.; Hossen, M.S.; Masud, A.A.C.; Moumita; Fujita, M. Potassium: A Vital Regulator of Plant Responses and Tolerance to Abiotic Stresses. Agronomy 2018, 8, 31.

https://doi.org/10.3390/agronomy8030031

Hao, J., Zhang, X., Qiu, S., Song, F., Lyu, X., Ma, Y., & Peng, H. (2024). Species Diversity, Nitrogen Fixation, and Nutrient Solubilization Activities of Endophytic Bacteria in Pea Embryos. Applied Sciences, 14(2), 788. https://doi.org/10.3390/app14020788

Husseiny, S., Dishisha, T., Soliman, H. A., Adeleke, R., & Raslan, M. (2021). Characterization of growth promoting bacterial endophytes isolated from *Artemisia annua* L. South African Journal of Botany, 143, 238-247. https://doi.org/10.1016/j.sajb.2021.07.042

Huong, N. T. M., Hoai, P. T. T., Thao, P. T. H., Huong, T. T., & Chinh, V. D. (2022). Growth Stimulation, Phosphate Resolution, and Resistance to Fungal Pathogens of Some Endogenous Fungal Strains in the Rhizospheres of Medicinal Plants in Vietnam. Molecules, 27(16), 5051. https://doi.org/10.3390/molecules27165051

Instituto de Investigaciones Agropecuarias (2020-10). Revista Tierra Adentro N° 113. Sanidad Vegetal: el aporte de INIA a la protección de las plantas. Instituto de Investigaciones Agropecuarias. Tierra Adentro. 113. https://hdl.handle.net/20.500.14001/67190

Jamal, U., Munir, I., Iqbal, A., Khan, M. S., & Arif, M. (2025). Identification and characterization of plant-growth-promoting bacterial endophytes from different parts of *Phoenix dactylifera.* Pak. J. Bot, 57, 5. http://dx.doi.org/10.30848/PJB2025-5

Janati, W., Mikou, K., El Ghadraoui, L., & Errachidi, F. (2022). Isolation and characterization of phosphate solubilizing bacteria naturally colonizing legumes rhizosphere in Morocco. Frontiers in Microbiology, 13, 958300. https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.958300

Javed, S., Mazhar, M. W., Yusof, N. Y., Rehan, M. B. M., Hanaphi, R. M., Ahmad, N. H., & Alasmari, A. F. (2024). Comparative effect of rhizospheric and endophytic bacteria on TCP and $CaCO_3$ solubilization and growth promotion of wheat (*Triticum aestivum* L.*).* Applied Ecology & Environmental Research, 22(3). https://www.aloki.hu/pdf/2203_24552472.pdf

Jiménez, D. J., Montaña, J. S., & Martínez, M. M. (2011). Characterization of free nitrogen fixing bacteria of the genus *Azotobacter* in organic vegetable-grown Colombian soils. Brazilian Journal of Microbiology, 42(3), 846-858. https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/24031700/

Jesús, T. G. J., & Nicolás, I. B. Arias. (2020). Análisis de la influencia del cambio climático en los cultivos de papa y maíz en la Cuenca de Mito - Distrito de Quisqui, Región Huánuco. Facultad de Ciencias Dpto Ac Biología Tesis CE-BI. https://repositorio.lamolina.edu.pe/handle/20.500.12996/4382

Kálmán, C.D., Nagy, Z., Berényi, A. et al. Investigating PGPR bacteria for their competence to protect hybrid maize from the factor drought stress. Cereal research communications 52, 129–150 (2024). https://doi.org/10.1007/s42976-023-00388-0

Kandel, S.L., Joubert, P.M. y Doty, S.L. (2017). Bacterial Endophyte Colonization and Distribution within Plants. Microorganisms, 5(4), 77. https://doi.org/10.3390/microorganisms5040077

Kashyap, N., Singh, SK, Yadav, N., Singh, VK, Kumari, M., Kumar, D., y Kumar, A. (2023). Biocontrol de endófitos: aplicaciones y limitaciones. Plants, 12 (13), 2480. https://doi.org/10.3390/plants12132480

Kandel, SL, Joubert, PM y Doty, SL (2017). Colonización y distribución de endófitos bacterianos dentro de las plantas. Microorganisms, 5 (4), 77. https://doi.org/10.3390/microorganisms5040077

Kaur, M., & Karnwal, A. (2023). Screening of endophytic Bacteria from stress-tolerating plants for abiotic stress tolerance and plant growth-promoting properties: Identification of potential strains for bioremediation and crop enhancement. Journal of Agriculture and Food Research, 14, 100723. https://doi.org/10.1016/j.jafr.2023.100723

Keith, B., Ahortor, M., Linse, G., Greenwood, M., Ward, S., Cook, D. y Sterling, TM (2025). The locoweed-endophyte complex as commensalism: a multigenerational study. Weed

Science, 73 (1), e55. https://doi.org/10.1017/wsc.2025.10026

Khalil, A. M. A., Hassan, S. E., Alsharif, S. M., Eid, A. M., Ewais, E. E., Azab, E., Gobouri, A. A., Elkelish, A., & Fouda, A. (2021). Isolation and Characterization of Fungal Endophytes Isolated from Medicinal Plant *Ephedra pachyclada* as Plant Growth-Promoting. Biomolecules, 11(2), 140. https://doi.org/10.3390/biom11020140

Khanna, A., Raj, K., Kumar, P. y Wati, L. (2022). Potencial antagónico y promotor del crecimiento de múltiples bacterias endófitas contra la marchitez por *Fusarium* del garbanzo. Revista Egipcia de Control Biológico de Plagas, 32(1), 17. https://doi.org/10.1186/s41938-022-00516-8

Khianngam, S., Meetum, P., Chiangmai, P. N., & Tanasupawat, S. (2023). Identification and optimisation of indole-3-acetic acid production of endophytic bacteria and their effects on plant growth. Tropical life sciences research, 34(1), https://doi.org/219.10.21315/tlsr2023.34.1.12

Kylyshbayeva, G., Bishimbayeva, N., Jatayev, S., Eliby, S., & Shavrukov, Y. (2024). Polyethylene Glycol (PEG) Application Triggers Plant Dehydration but Does Not Accurately Simulate Drought. Plants, 14(1), 92. https://doi.org/10.3390/plants14010092

Kramer, P. 1974. Relaciones hídricas de suelos y plantas. Edutex S.A. Mexico. 538 pp.

Kogut, P. (2024, 21 marzo). *Cultivo del maíz: consejos para tener una buena cosecha*. EOS Data Analytics. https://eos.com/es/blog/cultivo-del-maiz/

Kohli, I., Mohapatra, S., Kumar, P., Goel, A., Varma, A., Joshi, N.C. (2022). Role of Bacterial Endophytes in the Promotion of Plant Growth. In: Singh, A.K., Tripathi, V., Shukla, A.K., Kumar, P. (eds) Bacterial Endophytes for Sustainable Agriculture and Environmental Management. Springer, Singapore. https://doi.org/10.1007/978-981-16-4497-9_12

Kumari, P., Deepa, N., Trivedi, P. K., Singh, B. K., Srivastava, V., & Singh, A. (2023). Plants

and endophytes interaction: a “secret wedlock” for sustainable biosynthesis of pharmaceutically important secondary metabolites. Microbial Cell Factories, 22(1), 226. https://doi.org/10.1186/s12934-023-02281-1

Kumar, A.; Droby, S.; Singh, V.K.; Singh, S.K.; White, J.F. Entry, colonization, and distribution of endophytic microorganisms in plants. In Microbial Endophytes; Elsevier: Cambridge, MA, USA, 2020; pp. 1–33. https://doi.org/10.1016/B978-0-12-819654-0.00001-6

Li, Z., Xiong, K., Wen, W., Li, L., & Xu, D. (2023). Functional endophytes regulating plant secondary metabolism: current status, prospects and applications. International Journal of Molecular Sciences, 24(2), 1153. https://doi.org/10.3390/ijms24021153

Li, M.; Watanabe, S.; Gao, F.; Dubos, C. Iron Nutrition in Plants: Towards a New Paradigm? Plants 2023, 12, 384. https://doi.org/10.3390/plants12020384

Long, H. H., Schmidt, D. D., & Baldwin, I. T. (2008). Native bacterial endophytes promote host growth in a species-specific manner; phytohormone manipulations do not result in common growth responses. PloS one, 3(7), e2702. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0002702

Mai, T. P. N., Mai, D. C., Chu, H. H., & Le, T. B. (2022). In vitro screening of siderophore-producing rice root endophytic bacteria from up-land paddies in north-western Vietnam for plant growth-promoting activities. Malaysian Journal of Microbiology, 18(1). https://doi.org/10.21161/mjm.211297

Majhi, S., & Sikdar, M. (2025). Evaluation of chromium stress tolerance in endophytic bacteria isolated from chickpea root nodules and their plant growth-promoting traits. https://doi.org/10.7324/JABB.2025.245742

Manikandan, SK, Elnaggar, A., Ahmady, IM, Sheteiwy, MS, El-Tarabily, KA, & El-Keblawy, A. (2026). Análisis integrador de la composición del microbioma y las características beneficiosas para las plantas de bacterias endófitas asociadas con especies de *Prosopis*

en ambientes áridos. Heliyon, 12 (3). https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2026.e44573

Mitter B., Petric A., Shin MW, Chain PSG, Hauberg-Lotte L., Reinhold-Hurek B., et al. (2013). Análisis comparativo del genoma de *Burkholderia phytofirmans* PsJN revela un amplio espectro de estilos de vida endofíticos basados en estrategias de interacción con plantas hospedadoras. Front. Plant Sci. 4:120 https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00120

Mendes R., Garbeva P., Raaijmakers JM (2013). El microbioma de la rizosfera: importancia de los microorganismos beneficiosos para las plantas, patógenos de plantas y patógenos humanos. FEMS Microbiol. Rev. 37 634–663.. https://doi.org/10.1111/1574-6976.12028

Mengistu, A. A. (2020). Endophytes: Colonization, Behaviour, and Their Role in Defense Mechanism. International Journal Of Microbiology, 2020, 1-8. https://doi.org/10.1155/2020/6927219

Mercado y tendencias del maíz blanco gigante del Cusco. (s. f.). Informes y Publicaciones - Agromercado - Plataforma del Estado Peruano. https://www.gob.pe/institucion/agromercado/informes-publicaciones/3286581-mercado-y-tendencias-del-maiz-blanco-gigante-del-cusco

Mohan, SL, Beena, R. y Joy, M. (2025). Mejora de la tolerancia al estrés hídrico en arroz mediante la alteración de los mecanismos morfofisiológicos y bioquímicos mediante el uso del endófito colonizador de raíces *Piriformospora indica*. Vegetos, 38 (1), 341-352. https://doi.org/10.1007/s42535-024-00832-4

Mufti, R.; Amna; Rafique, M.; Haq, F.; Munis, MFH Diversidad genética y evaluación de la resistencia a los metales de endófitos aislados de *Oxalis corniculata*. Plant Soil Environ. http://www.se.org.pk/Papers.aspx?issueid=72

Murga-Orrillo, H., Abanto-Rodríguez, C., Fernandes Silva Dionysius, L., Chu-Koo, FW, Schwartz, G., Núñez Bustamante, E., & Bardales-Lozano, RM (2023). Tara (*Caesalpinia spinosa*) en sistemas naturales y agroforestales bajo gradiente altitudinal

en los Andes peruanos: respuestas a la variación del suelo y el clima. Agronomía, 13 (2). https://doi.org/10.3390/agronomy13020282

Mugiastuti, E., Suprayogi, P. N., & Soesanto, L. O. E. K. A. S. (2020). Isolation and characterization of the endophytic bacteria, and their potential as maize diseases control. Biodiversitas, 21(5), 1809-1815. https://doi.org/10.13057/biodiv/d210506

Mushtaq, S., Shafiq, M., Tariq, MR, Sami, A., Nawaz-ul-Rehman, MS, Bhatti, MHT, y Shahid, MA (2023). Interacción entre endófitos bacterianos y plantas hospedantes. Frontiers in Plant Science, 13, 1092105. https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1092105

Muratore, C.; Espen, L.; Prinsi, B. Nitrogen Uptake in Plants: The Plasma Membrane Root Transport Systems from a Physiological and Proteomic Perspective. Plants 2021, 10, 681. https://doi.org/10.3390/plants10040681

Naderi, K., Etesami, H., Alikhani, HA y Arani, AM (2022). Uso potencial de bacterias endófitas y de la rizovaina de la planta del desierto *Stipagrostis pennata* como bioestimulantes contra la sequía en cultivares de trigo. Rhizosphere, 24, 100617. https://doi.org/10.1016/j.rhisph.2022.100617

Narayanan, Z., & Glick, B. R. (2022). Secondary metabolites produced by plant growth-promoting bacterial endophytes. Microorganisms, 10(10), 2008. https://doi.org/10.3390/microorganisms10102008

Numponsak, T., Kumla, J., Suwannarach, N., Matsui, K., & Lumyong, S. (2018). Biosynthetic pathway and optimal conditions for the production of indole-3-acetic acid by an endophytic fungus, *Colletotrichum fructicola* CMU-A109. PLoS ONE, 13(10), e0205070. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0205070

Ogbe, A. A., Gupta, S., Stirk, W. A., Finnie, J. F., & Van Staden, J. (2023). Growth-promoting characteristics of fungal and bacterial endophytes isolated from a drought-tolerant mint species *Endostemon obtusifolius* (E. Mey. ex Benth.) NE Br. Plants, 12(3), 638. https://doi.org/10.3390/plants12030638

Oliva Guillén, M. B. D. L., & Gonzales Ilizarbe, N. (2013). Producción y exportación de derivados de la tara. https://doi.org/10.13140/RG.2.1.1748.7208

Oukala, N., Aissat, K. y Pastor, V. (2021). Endófitos bacterianos: El factor oculto en la respuesta inmunitaria de las plantas frente al estrés biótico. Plants, 10 (5), 1012 https://doi.org/10.3390/plants10051012

Patra, D., Islam, M. M., Das, P., Sarkar, B., Jana, S. K., & Mandal, S. (2023). Importance of endophytes and mechanisms of their interactions with host-plants. In Endophytic association: what, why and how (pp. 409-435). Academic Press. https://doi.org/10.1016/B978-0-323-91245-7.00012-2

Pavithra, R., Anandham, R., Manikandan, A., Gopal, N. O., & Thiyageswari, S. (2022). Plant growth promoting potential of rhizobial and non-rhizobial endophytes and their influence on groundnut germination in drought stress under in-vitro conditions. International Journal of Plant & Soil Science, 34(22), 348-361. https://doi.org/10.9734/IJPSS/2022/v34i2231386

Pereira, J., de Azevedo, J. & Souza-Motta, C. (2017). Why study endophytic fungal community associated with cacti species? En: de Azevedo, J. & Quecine, M. (Eds.), Diversity and benefits of microorganisms from the tropics (pp. 21-35). Suiza: Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-55804-2_2

Pérez-Pérez, R., Hernández Forte, I., Sanabria Álvarez, Y. O., Salcedo Benítez, J. C., Sosa-del Castillo, D., & Pérez-Martínez, S. (2021). Characterization of potassium solubilizing bacteria isolated from corn rhizoplane. Agronomía Colombiana, 39(3), 415-425. https://doi.org/10.15446/agron.colomb.v39n3.98522

Pitiwittayakul, N., Wongsorn, D. y Tanasupawat, S. (2021). Caracterización de bacterias endófitas promotoras del crecimiento vegetal de la caña de azúcar y su actividad antagonista contra *Fusarium moniliforme*. Investigación en Ciencias de la Vida Tropical, 32 (3), 97. https://doi.org/10.21315/tlsr2021.32.3.6

Pirhadi, M., Enayatizamir, N., Motamedi, H., & Sorkheh, K. (2016). Screening of salt tolerant sugarcane endophytic bacteria with potassium and zinc for their solubilizing and antifungal activity. Biosci. Biotechnol. Res. Commun, 9, 530-538. http://dx.doi.org/10.21786/bbrc/9.3/28

Planes Operativos de Productos pop tara. (2005). En Minsetour. https://boletines.exportemos.pe/recursos/boletin/27725.PDF

Poggi, G. M., Corneti, S., & Aloisi, I. (2024). The Quest for Reliable Drought Stress Screening in Tetraploid Wheat (*Triticum turgidum* spp.) Seedlings: Why MDA Quantification after Treatment with 10% PEG-6000 Falls Short. Life, 14(4), 517. https://doi.org/10.3390/life14040517

Phule, AS, Babu, KP, Barbadikar, KM, Babu, MP, Mandal, PK y Rani, HS (2023). Efecto de la bacteria endófita promotora del crecimiento vegetal *Gluconacetobacter diazotrophicus* sobre los atributos de germinación y el crecimiento de plántulas de variedades de arroz in vitro. Int. J. Plant Soil Sci, 35 (20), 62-71. https://doi.org/10.9734/ijpss/2023/v35i203786

Quispe Prado, N. A. (2023). Evaluación del desarrollo del biocomercio de la tara (*Caesalpinia spinosa*) en las provincias de Huamanga y Huanta, Ayacucho. http://repositorio.unsch.edu.pe/handle/UNSCH/5576

Raji, M., Thangavelu, M. Aislamiento y cribado de bacterias solubilizadoras de potasio de hábitats saxícolas y su impacto en el crecimiento del tomate en diferentes tipos de suelo. Arch Microbiol 203, 3147–3161 (2021). https://doi.org/10.1007/s00203-021-02284-9

Ramakrishna, W., Yadav, R., & Li, K. (2019). Plant growth promoting bacteria in agriculture: two sides of a coin. Applied Soil Ecology, 138, 10-18. https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2019.02.019

Ramos Cabrera, E. V., Delgado Espinosa, Z. Y., & Solis Pino, A. F. (2024). Use of phosphorus-solubilizing microorganisms as a biotechnological alternative: a review.

Microorganisms, 12(8), 1591. https://doi.org/10.3390/microorganisms12081591

Reinhold-Hurek, B., & Hurek, T. (1998). Life in grasses: diazotrophic endophytes. Trends in microbiology, 6(4), 139-144. https://doi.org/10.1016/S0966-842X(98)01229-3

Rodríguez Ledesma, N. D., Torres Sevillano, C. N., Chaman Medina, M. E., & Hidalgo Rodríguez, J. E. M. (2019). Efecto del estrés salino en el crecimiento y contenido relativo del agua en las variedades IR-43 y amazonas de *Oryza sativa* " arroz" (Poaceae). Arnaldoa, 26(3), 931-942. http://dx.doi.org/10.22497/arnaldoa.263.26305.

Romero, I.B. (2019). Producción y Comercio de la TARA en el Perú. En Dirección General de Políticas Agrarias - Dirección de Estudios Económicos e Información Agraria - Minagri. https://cdn.www.gob.pe/uploads/document/file/419835/produccion-comercio-de-la-tara-peru.pdf

Roque, R. J. (2022). Proyecto de exportación de maíz blanco gigante a Estados Unidos, comercializado por la empresa Sacred Valley Sur SAC desde la ciudad del Cusco. https://hdl.handle.net/20.500.12990/12532

Rosini, B., Bulla, A. M., Polonio, J. C., Polli, A. D., da Silva, A. A., Schoffen, R. P., & Pamphile, J. A. (2025). Isolation, identification, and bioprospection of endophytic bacteria from medicinal plant *Mikania glomerata* (Spreng.) and the consortium of Pseudomonas as plant growth promoters. Biocatalysis and Agricultural Biotechnology, 64, 103530. https://doi.org/10.1016/j.bcab.2025.103530

Rustamova, N., Wubulikasimu, A., Mukhamedov, N. et al. Bacterias endófitas asociadas a la planta medicinal *Vernonia anthelmintica*: diversidad y caracterización. Curr Microbiol 77 , 1457–1465 (2020). https://doi.org/10.1007/s00284-020-01924-5

Ryan, RP, Germaine, K., Franks, A., Ryan, DJ, Dowling, DN (2008). Endófitos bacterianos: desarrollos y aplicaciones recientes. FEMS Microbiol. Lett. 278, 1–9. https://doi.org/10.1111/j.1574-6968.2007.00918.x

Sandhya, V.Z.A.S.; Grover, M.; Reddy, G.; Venkateswarlu, B. Alleviation of drought stress

effects in sunflower seedlings by the exopolysaccharides producing *Pseudomonas putida* strain GAP-p45. Biol. Fertil. Soils 2009, 46, 17–26 https://doi.org/10.1007/s00374-009-0401-z

Sahu, P. K., Singh, S., Gupta, A. R., Gupta, A., Singh, U. B., Manzar, N., Bhowmik, A., Singh, H. V., & Saxena, A. K. (2020). Endophytic bacilli from medicinal-aromatic perennial Holy basil (*Ocimum tenuiflorum* L.) modulate plant growth promotion and induced systemic resistance against *Rhizoctonia solani* in rice (*Oryza sativa* L.). Biological Control, 150, 104353. https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2020.104353

Saikia, J., & Thakur, D. (2024). A review on endophytic bacteria of orchids: functional roles toward synthesis of bioactive metabolites for plant growth promotion and disease biocontrol. Planta, 260(3), 70. https://doi.org/10.1007/s00425-024-04501-3

Saleem, M., Nawaz, F., Hussain, MB et al. Efectos comparativos de bacterias promotoras del crecimiento vegetal, tanto individuales como en consorcios, sobre los mecanismos fisiológicos y enzimáticos que confieren tolerancia a la sequía en el maíz (*Zea mays* L.). J Soil Sci Plant Nutr 21, 3461–3476 (2021). https://doi.org/10.1007/s42729-021-00620-y

Saleem, S., Mushtaq, N. U., Rasool, A., Shah, W. H., Tahir, I., & Rehman, R. U. (2023). Plant nutrition and soil fertility: physiological and molecular avenues for crop improvement. In Sustainable plant nutrition (pp. 23-49). Academic Press. https://doi.org/10.1016/B978-0-443-18675-2.00009-2

Samán Chingay, S. N. (2015). Estudio del maíz blanco gigante del Cuzco (MBGC) con denominación de origen bajo la nueva economía institucional: situación actual, limitantes y estrategias (Doctoral dissertation, Universidad de Buenos Aires. Facultad de Agronomía. Escuela para Graduados). http://ri.agro.uba.ar/greenstone3/library/collection/tesis/document/2015samansarai

Sangay-Tucto, S., Le Roux, C., Zúñiga-Dávila, D. y Duponnois, R. (2024). Explorando la

diversidad de rizobios en tara (*Caesalpinia spinosa*) mediante trampas con guisantes (*Pisum sativum*). Scientia Agropecuaria, 15(4), 503-512. https://doi.org/10.17268/sci.agropecu.2024.037

Sergio Quevedo Willis. (2013). Manual Técnico maíz blanco Urubamba: Vol. Manual N°-13. https://repositorio.inia.gob.pe/bitstream/20.500.12955/87/3/Quevedo-Manual...maiz_blanco_Urubamba.pdf

Siddique, S., Naveed, M., Yaseen, M., & Shahbaz, M. (2022). Exploring potential of seed endophytic bacteria for enhancing drought stress resilience in maize (*Zea mays* L.). Sustainability, 14(2), 673. https://doi.org/10.3390/su14020673

Sideman, B. (2016, June). Growing Sweet Corn. University of New Hampshire (UNH) Cooperative Extension. https://extension.unh.edu/sites/default/files/migrated_unmanaged_files/Resource006093_Rep8599.pdf

Singh, M., Kumar, A., Singh, R., & Pandey, K. D. (2017). Endophytic bacteria: a new source of bioactive compounds. 3 Biotech, 7(5). https://doi.org/10.1007/s13205-017-0942-z

Silva, Y. K., Franco, Y., Romero, D., González, M., Pérez, Y., & Díaz, A. (2010). Aislamientos de bacterias de suelo con efecto antagonista in vitro frente a hongos fitopatogenos del cultivo del tabaco. In *Memorias del XVII Congreso Científico del Instituto Nacional de Ciencias Agrícolas. CD: AES-0.22. La Habana. Fecha de consulta* (Vol. 17, No. 8, p. 2012). https://agris.fao.org/search/en/providers/122264/records/64735625e17b74d2224ff0a3

Shaffique, S., Khan, MA, Wani, SH, Pande, A., Imran, M., Kang, SM, y Lee, IJ (2022). Una revisión sobre el papel de los endófitos y las rizobacterias promotoras del crecimiento vegetal en la mitigación del estrés térmico en las plantas. Microorganisms, 10 (7), 1286. https://doi.org/10.3390/microorganisms10071286

Shaffique, S.; Khan, M.A.; Wani, S.H.; Imran, M.; Kang, S.-M.; Pande, A.; Adhikari, A.; Kwon, E.-H.; Lee, I.-J. Biopriming of Maize Seeds with a Novel Bacterial Strain SH-6 to Enhance Drought Tolerance in South Korea. Plants 2022, 11, 1674. https://doi.org/10.3390/plants11131674

Shahid, M., Al-Khattaf, F. S., Danish, M., Zeyad, M. T., Atef Hatamleh, A., Mohamed, A., & Ali, S. (2022). PGPR *Kosakonia Radicincitans* KR-17 increases the salt tolerance of radish by regulating ion-homeostasis, photosynthetic molecules, redox potential, and stressor metabolites. Frontiers in Plant Science, 13, 919696. https://doi.org/10.3389/fpls.2022.919696

Suebrasri, T., Harada, H., Jogloy, S., Ekprasert, J., & Boonlue, S. (2020). Auxin-producing fungal endophytes promote growth of sunchoke. Rhizosphere, 16, 100271. https://doi.org/10.1016/j.rhisph.2020.100271

Sun, S., DeLuca, T.H., Zhang, J. et al. Evidence of endophytic nitrogen fixation as a potential mechanism supporting colonization of non-nodulating pioneer plants on a glacial foreland. Biol Fertil Soils 58, 527–539 (2022). https://doi.org/10.1007/s00374-022-01640-1

Sun, Y., Jin, J., Wang, X., Zhu, W., Gao, J., Li, J., & Yang, F. (2025). Isolation of Endophytic Phosphate-Solubilizing Bacteria from Chinese *Cymbidium* (*Cymbidium* spp.) Orchid Roots. Microorganisms, 13(10), 2229. https://doi.org/10.3390/microorganisms13102229

Tariq, A., Tanvir, A., Barasarathi, J., Alsohim, A. S., Mastinu, A., Sayyed, R., & Nazir, A. (2025). Endophytes: key role players for sustainable agriculture: mechanisms, omics insights and future prospects. Plant Growth Regulation, 1-22. https://doi.org/10.1007/s10725-025-01370-y

Tejera-Hernández, B., Heydrich-Pérez, M., & Rojas-Badía, M. M. (2013). Aislamiento de *Bacillus* solubilizadores de fosfatos asociados al cultivo del arroz. Agronomía Mesoamericana, 24(2), 357-364. https://www.scielo.sa.cr/pdf/am/v24n2/a12v24n2.pdf

Thampi, M., Anjali, C., Vijayan, S. y Jisha, MS (2024). Descubriendo *Bacillus rugosus* CRI: Un endófito tolerante a múltiples estrés que revoluciona la resiliencia del arroz. Fitopatología Fisiológica y Molecular, 134, 102462. https://doi.org/10.1016/j.pmpp.2024.102462

Thenveettil, N., Reddy, KN y Reddy, KR (2024). Efectos de la nutrición con potasio en la fisiología y el crecimiento del maíz (*Zea mays* L.) para modelado. Agriculture, 14 (7), 968. https://doi.org/10.3390/agriculture14070968

Torres, A., Del Castillo, A., Farfán, M., Mezones, J., Cusicuna, F., Natividad, J. &, Abad, P. (2024). Panorama económico departamental marzo 2024. En INEI (No 5-Mayo 2024). https://m.inei.gob.pe/media/MenuRecursivo/boletines/boletin_panorama_departamental_mar24.pdf

Verma, V., Ravindran, P. & Kumar, P.P. Plant hormone-mediated regulation of stress responses. BMC Plant Biol 16, 86 (2016). https://doi.org/10.1186/s12870-016-0771-y

Wani, N.A., Mushtaq, N.u., Manzoor, A., Rehman, R.U. (2025). Impact of Fungal Endophytes on Nutrient Cycling and Related Microbes in the Rhizosphere Microbiome. In: Meena, M., Zehra, A., Swapnil, P. (eds) Multi-omics Approach to Investigate Endophyte Diversity. Microorganisms for Sustainability, vol 53. Springer, Singapore. https://doi.org/10.1007/978-981-96-4100-0_4

Wang, M., Zheng, Q., Shen, Q., & Guo, S. (2013). The critical role of potassium in plant stress response. International journal of molecular sciences, 14(4), 7370-7390. https://doi.org/10.3390/ijms14047370

Watts, D., Palombo, E. A., Castillo, A. J., & Zaferanloo, B. (2023). Endophytes in Agriculture: Potential to Improve Yields and Tolerances of Agricultural Crops. Microorganisms, 11(5), 1276. https://doi.org/10.3390/microorganisms11051276

Willis, I. S. Q. (2013). Manual Técnico maíz blanco Urubamba (Blanco Gigante Cusco). ministerio de agricultura instituto nacional de innovación agraria - INIA manual n° - 13. https://repositorio.midagri.gob.pe/bitstream/20.500.13036/693/1/Manual...maiz_blanco_Urubamba.pdf

White, J. F., Kingsley, K. L., Zhang, Q., Verma, R., Obi, N., Dvinskikh, S., Elmore, M. T., Verma, S. K., Gond, S. K., & Kowalski, K. P. (2019). Review: Endophytic microbes and their potential applications in crop management. Pest Management Science, 75(10), 2558-2565. https://doi.org/10.1002/ps.5527

Yadav, A. N. (2017). Agriculturally important microbiomes: biodiversity and multifarious PGP attributes for amelioration of diverse abiotic stresses in crops for sustainable agriculture. Biomed J Sci Tech Res, 1(4), 861-864. https://doi.org/10.26717 BJSTR.2017.01.000321

Yang, B., Wang, X., Ma, H., Yang, T., Jia, Y., Zhou, J., & Dai, C. (2015). Fungal endophyte *Phomopsis liquidambari* affects nitrogen transformation processes and related microorganisms in the rice rhizosphere. Frontiers In Microbiology, 6. https://doi.org/10.3389/fmicb.2015.00982

Yarte, ME, Gismondi, MI, Llorente, BE, & Larraburu, EE (2022). Aislamiento de bacterias endófitas del árbol medicinal, forestal y ornamental *Handroanthus impetiginosus*. Environmental Technology, 43(8), 1129–1139. https://doi.org/10.1080/09593330.2020.1818833

Yaghoubian I, Msimbira LA and Smith DL (2022) Cell-Free Supernatant of *Bacillus* Strains can Improve Seed Vigor Index of Corn *(Zea mays* L.) Under Salinity Stress. Front. Sustain. Food Syst. 6:857643. https:/doi.org/10.3389/fsufs.2022.857643

Yu, Y., Gui, Y., Li, Z., Jiang, C., Guo, J., & Niu, D. (2022). Induced Systemic Resistance for Improving Plant Immunity by Beneficial Microbes. Plants, 11(3), 386. https://doi.org/10.3390/plants11030386

Yu, Z., Ding, H., Shen, K. et al. Foliar endophytes in trees varying greatly in age. Eur J Plant Pathol 160, 375–384 (2021). https://doi.org/10.1007/s10658-021-02250-7

Zappi, D. C., Brako, L., & Zarucchi, J. L. (1994). Catalogue of the flowering Plants and Gymnosperms of Perú. Kew Bulletin, 49(4), 831. https://doi.org/10.2307/2807165

Zhang, Q., Li, R., Lin, Y., Zhao, W., Lin, Q., Ouyang, L., Pang, S. y Zeng, H. (2024). Dinámica de las propiedades fisiológicas y las comunidades de hongos endófitos en el xilema de *Aquilaria sinensis* (Lour.) con diferentes tiempos de inducción. Journal of Fungi, 10 (8), 562. https://doi.org/10.3390/jof10080562

Zhao, Y., Shi, R., Bian, X., Zhou, C., Zhao, Y., Zhang, S., & Zhang, T. (2019). Ammonia detection methods in photocatalytic and electrocatalytic experiments: how to improve the reliability of NH3 production rates? Advanced Science, 6(8), 1802109. https://doi.org/10.1002/advs.201802109

Zurita, R., Cadenillas, A., & Gallardo, M. (2021). Influence of *Rhizobium* and *Mycorrhizae* in the Production of Seedlings of *Caesalpinia Spinosa* L. Taya in San Pablo, Perú. ESPOCH Congresses The Ecuadorian Journal Of S T E A M. https://doi.org/10.18502/espoch.v1i4.9514

Anexos

- Medios de cultivo y reactivos

Agar Tripticasa de Soja

Componente	Cantidad
Digesto pancreático de Caseína	15 g
Digesto papaico de soya	5 g
Cloruro de Sodio	5 g
D - Glucosa monohidrato	2,5 g
Fosfato di potásico	2,5 g
Agar	15g
Agua Destilada	1000 mL
pH 7,3	

Agar Ashby

Componente	Cantidad
Manitol	20 g
Fosfato de hidrógeno dipotásico	0,2 g
Sulfato de magnesio	0,2 g
Cloruro de sodio	0,2 g
sulfato de potasio	0,1 g
Carbonato de calcio	5 g
Agar	15g
Agua Destilada	1000 mL
pH 7,3	

NBRIP-dicalcico

Componente	Cantidad
Fosfato dicalcico	10 g
Clorulo de magnesio	5 g
Sulfato de Magnesio	0,25 g
Cloruro de Potasio	0,2 g
Sulfato de Amonio	0,1 g
Agar	15g
Agua Destilada	1000 mL
pH 7,3	

NBRIP-tricalcico

Componente	Cantidad
Fosfato tricalcico	10 g
Clorulo de magnesio	5 g
Sulfato de Magnesio	0,25 g
Cloruro de Potasio	0,2 g
Sulfato de Amonio	0,1 g
Agar	15g
Agua Destilada	1000 mL
pH 7,3	

Alexandrov

Componente	Cantidad
Sulfato de magnesio	0,5 g
Carbonato de calcio	0,1 g
Aluminosilicato de potasio	2 g
Dextrosa (glucosa)	5 g
Cloruro férrico	0,005 g
Fosfato de calcio	2 g
Agar	20g
Agua Destilada	1000 mL
pH 7,3	

Caldo Tripticasa de Soja + PEG-6000 al 10%

Componente	Cantidad
Digesto pancreático de Caseína	17 g
Digesto papaico de soya	3 g
Cloruro de Sodio	5 g
D - Glucosa monohidrato	2,5 g
Fosfato di potásico	2,5 g
PEG-6000	100 g
Agua Destilada	1000 mL
pH 7,3	

Caldo Tripticasa de Soja + PEG-6000 al 20%

Componente	Cantidad
Digesto pancreático de Caseína	17 g
Digesto papaico de soya	3 g
Cloruro de Sodio	5 g
D - Glucosa monohidrato	2,5 g
Fosfato di potásico	2,5 g
PEG-6000	200 g
Agua Destilada	1000 mL
pH 7,3	

Agar Papa Dextrosa

Componente	Cantidad
Infusion de papa	200 g
Glucosa	20 g
Agar Papa Dextrosa	15 g
Agua Destilada	1000 mL
pH 5,5	

Agua Peptonada 2%

Componente	Cantidad
Peptona	20.0 g
Agua destilada	1000 mL
pH 7,3	

Agar Agua

Componente	Cantidad
Agar	20g
Agua Destilada	1000 mL
pH 7,3	

Reactivo Nessler

Componente	Cantidad
Yoduro de mercurio(II)	20 g
Yoduro de potasio	70 g
Hidróxido de sodio	160 g
Agua Destilada	1000 mL
pH 13,5	

Reactivo Azul de Bromotimol

Componente	Cantidad
Azul de Bromotimol	0,4 g
Sodio Hidróxido 0,1 mol/L	1,8 ml
Etanol Absoluto	50 ml
Agua destilada	1000 mL

Tabla C1. Índice de solubilización de fosfato dicálcico de los aislamientos evaluados

Muestra	Código	Índice de solubilización (IS) de fosfato dicálcico						
		24 h	48 h	72 h	96 h	120 h	144 h	168 h
A	P4HB-2	1,14	1,29	1,36	1,57	1,71	1,79	1,81
B		1,13	1,13	1,33	1,5	1,56	1,76	1,56
C		1,14	1,29	1,43	1,49	1,74	1,77	1,77
D		1,33	1,50	1,67	2,08	2,12	2,12	2,12
E		1,13	1,19	1,25	1,44	1,5	1,56	1,59
F		1,29	1,43	1,62	1,71	1,8	1,83	1,86
A	P3HI	1,00	1,13	1,25	1,35	1,41	1,5	1,58
B		1,29	1,29	1,43	1,57	1,64	1,71	1,81
C		1,00	1,13	1,22	1,31	1,37	1,39	1,40
D		1,00	1,2	1,41	1,5	1,55	1,56	1,56
E		1,13	1,21	1,48	1,55	1,58	1,59	1,59
F		1,06	1,16	1,38	1,48	1,56	1,58	1,59
A	P5HO-1	1,11	1,28	1,33	1,4	1,44	1,51	1,52
B		1,13	1,23	1,43	1,53	1,6	1,76	1,81
C		1,13	1,2	1,4	1,5	1,59	1,65	1,66
D		1,11	1,2	1,28	1,36	1,42	1,48	1,51
E		1,11	1,19	1,22	1,32	1,37	1,41	1,48
F		1,13	1,25	1,41	1,49	1,56	1,61	1,65
A	P5RW-1	1,07	1,09	1,27	1,31	1,36	1,37	1,39
B		1,13	1,23	1,43	1,53	1,58	1,6	1,68

C		1,09	1,26	1,3	1,33	1,37	1,38	1,39
D		1,11	1,21	1,29	1,37	1,56	1,63	1,69
E		1,13	1,2	1,25	1,36	1,4	1,5	1,54
F		1,09	1,11	1,22	1,29	1,32	1,37	1,39
A	**P1RW**	1,13	1,35	1,44	1,51	1,58	1,64	1,66
B		1,11	1,22	1,31	1,41	1,44	1,48	1,51
C		1,14	1,29	1,39	1,47	1,59	1,66	1,71
D		1,13	1,25	1,35	1,44	1,5	1,59	1,66
E		1,13	1,25	1,38	1,45	1,5	1,59	1,68
F		1,11	1,22	1,31	1,39	1,41	1,44	1,49
A	**P5RB**	1,38	1,5	1,6	1,71	1,79	1,86	1,91
B		1,25	1,33	1,41	1,5	1,59	1,7	1,79
C		1,22	1,42	1,49	1,54	1,6	1,67	1,73
D		1,25	1,54	1,68	1,74	1,79	1,85	1,9
E		1,25	1,5	1,6	1,71	1,79	1,86	1,91
F		1,4	1,54	1,63	1,74	1,81	1,86	1,93

Tabla C2. Índice de solubilización de fosfato tricálcico de las bacterias endófitas evaluadas

Muestra	**Código**	**Índice de solubilización (IS) de fosfato tricálcico**						
		24 h	**48 h**	**72 h**	**96 h**	**120 h**	**144 h**	**168 h**
A	**P4HB-2**	1,17	1,35	1,45	1,57	1,65	1,97	2,12
B		1,33	1,42	1,50	1,67	1,8	1,92	2
C		1,17	1,45	1,55	1,77	1,9	2,03	2,13
D		1,17	1,30	1,43	1,57	1,67	1,78	1,97
E		1,14	1,29	1,39	1,51	1,63	1,71	1,77
A	**P3HI**	1,13	1,23	1,31	1,4	1,66	1,76	1,84
B		1,13	1,25	1,33	1,45	1,58	1,83	1,98
C		1,14	1,27	1,37	1,46	1,67	1,76	1,84
D		1,13	1,25	1,33	1,43	1,55	1,67	1,77
E		1,09	1,14	1,24	1,33	1,4	1,49	1,57

A		1,12	1,25	1,37	1,45	1,57	1,67	1,9
B		1,16	1,34	1,52	1,6	1,8	2,16	2,22
C	**P5HO-1**	1,18	1,37	1,43	1,58	1,83	1,98	1,99
D		1,32	1,43	1,58	1,67	1,82	1,93	2,05
E		1,17	1,3	1,43	1,53	1,67	1,77	1,88
A		1,15	1,25	1,33	1,38	1,48	1,51	1,58
B		1,33	1,43	1,55	1,62	1,75	1,83	1,92
C	**P5RW-1**	1,09	1,18	1,24	1,33	1,4	1,49	1,56
D		1,21	1,29	1,37	1,43	1,56	1,66	1,71
E		1,27	1,35	1,47	1,6	1,72	1,85	2
A		1,06	1,13	1,2	1,25	1,33	1,38	1,45
B		1,11	1,18	1,24	1,33	1,39	1,49	1,56
C	**P1RW**	1,09	1,15	1,21	1,35	1,43	1,49	1,54
D		1,07	1,11	1,18	1,22	1,26	1,31	1,38
E		1,09	1,14	1,2	1,28	1,33	1,38	1,41
A		1,19	1,29	1,4	1,51	1,64	1,77	1,86
B		1,14	1,24	1,37	1,49	1,63	1,76	1,84
C	**P5RB**	1,14	1,27	1,37	1,47	1,57	1,7	1,8
D		1,21	1,37	1,53	1,66	1,79	1,84	1,91
E		1,23	1,39	1,54	1,66	1,76	1,84	1,89

Tabla D1. Índice de solubilización del potasio de las bacterias endófitas evaluadas

Muestra	**Código**	**Índice de solubilización (IS) de potasio**						
		24 h	**48 h**	**72 h**	**96 h**	**120 h**	**144 h**	**168 h**
A		1,25	1,36	1,45	1,5	1,58	1,68	1,75
B	**P4HB-2**	1,44	1,50	1,59	1,63	1,69	1,75	1,79
C		1,25	1,38	1,49	1,56	1,64	1,7	1,75
D		1,28	1,33	1,40	1,44	1,52	1,58	1,6
A		1,32	1,41	1,49	1,54	1,62	1,69	1,74
B	**P5RB**	1,30	1,42	1,50	1,56	1,63	1,7	1,73
C		1,33	1,43	1,51	1,57	1,66	1,7	1,76
D		1,25	1,43	1,56	1,7	1,8	1,86	1,93

Tabla E1. Componentes de las soluciones estándar de a partir de $(NH_4)_2SO_4$ en agua peptonada (2 %)

Estándar	Concentración final NH_4^+ (mg/mL)	Stock $(NH_4)_2SO_4$ (mL)	Agua peptonada al 2% (mL)	Volumen final (mL)
Blanco	0	0	5,00	5,00
P1	0,05	0,05	4,95	5,00
P2	0,10	0,10	4,90	5,00
P3	0,20	0,20	4,80	5,00
P4	0,35	0,35	4,65	5,00
P5	0,50	0,50	4,50	5,00
P6	1,00	1,00	4,00	5,00

Tabla E2. Valores de absorbancia (A_{450}) y concentración de NH_4^+ en estándares

Muestra	Estándar	Absorbancia	$[NH_4^+]$ (µg/mL)
A		0,003	
B	**Blanco**	0,003	0
C		0,003	
A		0,279	
B	**P1**	0,278	10,00
C		0,276	
A		0,380	
B	**P2**	0,379	30,00
C		0,381	
A		0,489	
B	**P3**	0,486	60,00
C		0,487	
A		0,579	
B	**P4**	0,581	100,00
C		0,580	
A		0,682	
B	**P5**	0,680	150,00
C		0,681	

A		0,782	
B	**P6**	0,779	200,00
C		0,781	

Tabla E3. Ecuación de la curva estándar de NH_4^+

Parámetro	Resultado
Variable independiente (x)	$[NH_4^+]$
Variable dependiente (y)	Absorbancia 450 nm (A_{450})
Ecuación de la recta	y = 0,00214x + 0,276
Coeficiente de determinación (R^2)	0,97
Número de puntos	6

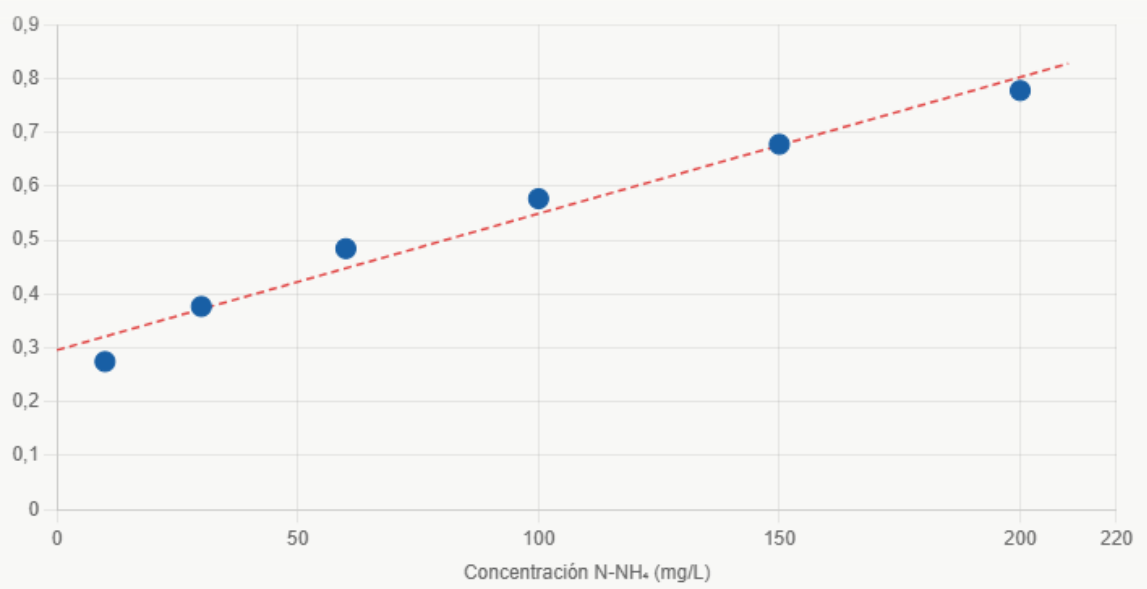


Figura E1. Curva estándar de NH_4^+.

Tabla E5. Valores de absorbancia (A_{450}) producidas por las bacterias endófitas seleccionadas en agua peptonada (2 %)

Muestra	Código	Absorbancia
A		0,004
B	**Blanco**	0,004
C		0,004
A		0,315
B	**P3HI**	0,314
C		0,317
A		0,601
B	**P4HB-2**	0,603
C		0,604
A		0,396
B	**P5HO-1**	0,406
C		0,402
A		0,576
B	**P5RW-1**	0,574
C		0,577
A		0,396
B	**P1RW**	0,398
C		0,397
A		0,566
B	**P5RB**	0,568
C		0,567

Tabla F1. Valores de densidad óptica (OD_{600}) de las bacterias endófitas seleccionadas en medio con TSB con PEG-6000 (10 %)

Muestra	Código	OD_{600}		
		0 h	**24 h**	**48 h**
A	**Blanco**	0,006	0,006	0,007
B		0,006	0,006	0,007
C		0,006	0,006	0,007
A	**P3HI**	0,016	0,237	0,291
B		0,017	0,229	0,281
C		0,016	0,23	0,277
A	**P4HB-2**	0,015	0,391	0,41
B		0,015	0,299	0,323
C		0,014	0,307	0,319
A	**P5HO-1**	0,016	0,34	0,407
B		0,016	0,36	0,416
C		0,015	0,37	0,413
A	**P5RW-1**	0,014	0,563	0,481
B		0,015	0,559	0,418
C		0,014	0,567	0,505
A	**P1RW**	0,017	0,612	0,561
B		0,016	0,609	0,487
C		0,016	0,61	0,462
A	**P5RB**	0,014	0,782	0,467
B		0,015	0,779	0,458
C		0,014	0,781	0,46

Tabla F2. Valores de densidad óptica (OD_{600}) de las bacterias endófitas seleccionadas en medio con TSA con PEG-6000 (20 %)

Muestra	Código	OD_{600}		
		0 h	24 h	48 h
A	Blanco	0,009	0,009	0,01
B		0,009	0,009	0,01
C		0,009	0,009	0,01
A	P3HI	0,019	0,202	0,259
B		0,02	0,267	0,276
C		0,019	0,256	0,301
A	P4HB-2	0,021	0,316	0,392
B		0,02	0,309	0,4
C		0,02	0,329	0,39
A	P5HO-1	0,018	0,334	0,403
B		0,019	0,346	0,378
C		0,019	0,325	0,365
A	P5RW-1	0,02	0,289	0,385
B		0,021	0,321	0,347
C		0,02	0,316	0,368
A	P1RW	0,018	0,175	0,266
B		0,019	0,185	0,271
C		0,019	0,201	0,269
A	P5RB	0,019	0,202	0,404
B		0,02	0,255	0,401
C		0,02	0,283	0,412

Tabla G1. Tasa de crecimiento radial (cm/h) de *Fusarium* spp. en el medio PDA durante el ensayo de antagonismo

Muestra	Código	Tasa de crecimiento de *Fusarium* spp.						
		96 h	120 h	144 h	168 h	192 h	216 h	240 h
A	**Control**	1,80	2,10	2,40	2,90	3,30	3,70	4,20
B		1,70	20	2,30	2,80	3,20	3,80	4,30
C		1,70	2,20	2,40	2,90	3,20	3,60	4,10
D		1,60	2,10	2,50	3,00	3,40	3,90	4,50
A	**P5RB**	1,20	1,60	1,80	2,00	2,30	2,60	2,90
B		1,30	1,70	1,90	2,10	2,40	2,70	3.00
C		1,40	1,60	1,80	2,20	2,50	2,70	2,90
D		1,30	1,50	1,70	2,00	2,30	2,60	2,90

Tabla H1. Germinación de las semillas de *Zea mays* con distintos tratamientos a los 14 días a 28 °C

Repetición	Tratamiento	Semillas germinadas
A	**Control sin estrés abiótico**	20
B		20
C		19
A	**Control con estrés abiótico**	5
B		7
C		5
A	**Semilla + P1RW**	20
B		20
C		20
A	**Semilla + P3HI**	20
B		19
C		20
A	**Semilla + P4HB-2**	20
B		20
C		19
A	**Semilla + P5HO-1**	20

B		20
C		20
A		20
B	**Semilla + P5RW-1**	20
C		19
A		20
B	**Semilla + P5RB**	20
C		20
A		9
B	**Semilla + P1RW + estrés abiótico**	8
C		10
A		11
B	**Semilla + P3HI + estrés abiótico**	10
C		11
A		11
B	**Semilla + P4HB-2 + estrés abiótico**	12
C		12
A		15
B	**Semilla + P5HO-1 + estrés abiótico**	14
C		15
A		15
B	**Semilla + P5RW-1 + estrés abiótico**	16
C		16
A		15
B	**Semilla + P5RB + estrés abiótico**	15
C		16

Tabla H2. Longitud total (cm) de las semillas de *Zea mays* con distintos tratamientos tras 14 días a 28 °C

Repetición	Tratamiento	P1	P2	P3	P4	P5	P6	P7	P8	P9	P10	P11	P12	P13	P14	P15	P16	P17	P18	P19	P20
A	Control sin estrés abiótico	10,00	11,54	11,26	9,13	11,04	11,00	10,06	10,02	9,68	9,06	9,76	9,59	8,73	8,62	8,91	10,86	10,73	10,00	12,06	8,62
B		12,01	10,56	9,25	10,17	11,13	10,04	8,07	9,46	11,39	10,00	10,18	11,69	11,70	8,97	8,86	9,93	10,96	10,08	10,56	9,65
C		11,08	9,85	9,74	11,47	11,95	10,74	10,03	11,09	8,22	10,09	10,76	9,59	8,73	10,63	9,99	10,06	12,11	10,00	0,00	10,21
A	Control con estrés abiótico	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	2,03	0,00	0,00	2,74	1,90	1,98	2,06	0,00	0,00	0,00	0,00
B		0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	2,05	1,93	2,09	1,84	0,00	0,00	1,90	0,00	2,07	1,85	0,00	0,00	0,00
C		0,00	0,00	0,00	2,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	2,13	1,94	2,15	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,87	0,00
A	Semilla + P1RW	13,18	13,20	13,15	12,84	12,75	12,92	12,56	12,87	12,73	12,05	12,44	11,67	11,49	11,58	11,99	11,87	13,14	12,58	13,05	13,00
B		13,25	12,77	13,08	13,19	12,57	12,43	12,97	12,8	12,91	12,76	12,95	12,37	11,90	11,85	11,86	12,49	13,19	13,24	12,80	12,94
C		12,84	12,91	13,06	13,24	13,30	12,92	12,47	12,53	12,69	12,49	12,75	12,6	11,59	11,78	11,94	11,86	12,87	13,15	13,10	13,19
A	Semilla + P3HI	15,09	15,25	15,37	15,24	15,39	14,97	14,81	14,87	14,75	14,00	14,21	14,36	14,44	14,90	13,87	13,96	13,94	13,98	0,00	15,05
B		14,99	15,13	15,25	15,30	15,07	14,27	14,67	14,74	14,93	14,57	14,51	14,43	15,09	15,00	13,99	13,94	13,86	14,17	14,27	15,32
C		14,28	14,59	14,81	14,39	14,20	15,26	15,34	15,30	15,47	15,49	13,89	13,90	13,97	14,78	14,55	14,64	14,88	14,63	15,07	14,97
A	Semilla + P4HB-2	19,56	17,98	17,89	18,73	19,04	19,17	18,86	19,73	17,79	19,34	0,00	18,37	18,00	18,76	18,69	18,05	18,91	19,47	19,01	19,58
B		18,74	18,06	18,48	18,06	18,99	18,77	19,64	19,00	19,06	19,47	19,54	17,84	17,90	18,09	18,54	19,01	18,99	19,54	19,66	19,41
C		19,72	19,04	19,60	19,58	18,74	18,07	18,49	18,89	18,70	17,47	17,51	17,49	17,66	19,63	19,40	18,35	18,49	18,00	19,38	19,57
A	Semilla + P5HO-1	14,15	14,00	14,08	13,45	13,87	13,94	13,90	13,74	13,64	13,28	12,75	12,80	12,89	12,70	12,97	12,99	14,13	14,15	14,18	12,83
B		13,97	14,10	14,09	13,87	13,91	13,94	13,76	13,43	13,99	13,90	12,84	12,93	13,67	13,57	12,99	13,62	14,00	14,09	13,84	13,87
C		14,10	14,09	13,97	13,85	13,76	13,47	13,60	13,87	13,80	13,64	13,67	13,77	12,99	12,88	12,90	12,94	14,05	13,81	13,83	13,84
A	Semilla + P5RW-1	24,97	24,00	25,53	24,67	24,95	24,81	24,67	24,90	24,34	24,41	24,63	25,00	25,47	25,68	23,98	23,94	24,63	23,99	25,28	25,46
B		25,24	24,37	25,16	24,73	24,89	24,75	24,81	24,90	24,23	25,04	25,67	24,91	24,77	23,68	23,74	23,99	24,98	24,71	24,95	25,29
C		24,69	25,00	25,24	24,87	24,95	24,67	24,74	24,86	24,39	24,77	25,13	25,00	25,10	24,68	24,73	24,78	23,94	23,97	24,75	0,00
A	Semilla + P5RB	19,79	19,58	19,67	19,90	19,67	19,38	18,76	18,49	18,70	18,98	18,84	18,63	18,58	20,27	20,10	20,24	19,79	19,82	20,90	19,62
B		21,25	19,87	18,69	19,64	19,89	19,70	19,73	18,67	18,56	18,88	19,93	19,90	19,57	19,36	19,63	20,24	20,10	19,73	19,67	19,99
C		19,67	19,55	21,02	19,76	19,37	20,80	19,67	18,98	19,25	21,06	18,99	18,90	19,68	20,26	20,13	20,96	19,35	19,84	21,24	19,49
A		0,00	0,00	0,00	0,00	4,45	3,98	5,45	0,00	5,79	6,05	3,99	4,71	0,00	4,97	4,76	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00

B	**Semilla + P1RW + estrés abiótico**	4,65	5,75	0,00	0,00	0,00	0,00	3,98	4,45	0,00	4,84	3,93	3,19	0,00	0,00	0,00	5,94	0,00	0,00	0,00	0,00
C		5,65	3,89	0,00	0,00	0,00	0,00	4,65	3,95	5,40	0,00	5,75	3,89	0,00	0,00	0,00	3,65	4,40	0,00	0,00	4,97
A	**Semilla + P3HI + estrés abiótico**	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	4,37	5,74	4,45	4,99	0,00	0,00	5,59	5,93	4,75	6,34	6,42	5,00	0,00	0,00	6,43
B		7,05	5,77	0,00	0,00	6,49	6,98	7,21	5,43	6,97	0,00	0,00	0,00	0,00	6,88	5,49	7,37	0,00	0,00	0,00	0,00
C		6,45	5,87	6,90	7,89	0,00	0,00	0,00	8,00	6,69	7,41	0,00	0,00	0,00	0,00	8,09	7,99	6,32	0,00	0,00	6,94
A	**Semilla + P4HB-2 + estrés abiótico**	7,25	6,85	6,46	0,00	0,00	0,00	0,00	7,75	7,00	0,00	0,00	0,00	0,00	6,25	6,94	6,24	6,13	6,99	7,44	0,00
B		7,71	6,95	6,93	7,23	6,00	6,55	0,00	0,00	6,00	7,69	6,95	7,85	0,00	0,00	0,00	6,47	6,31	0,00	0,00	0,00
C		7,96	6,42	0,00	6,05	6,86	6,49	7,90	0,00	6,58	7,27	7,34	6,74	6,05	7,21	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
A	**Semilla + P5HO-1 + estrés abiótico**	7,59	0,00	0,00	7,24	6,79	6,89	6,57	7,39	5,08	5,36	6,98	7,59	7,90	7,31	6,27	6,08	5,98	0,00	0,00	0,00
B		5,07	6,09	0,00	7,45	7,34	6,79	6,12	7,68	5,79	6,81	0,00	0,00	0,00	6,94	6,00	5,97	6,16	6,35	5,98	6,90
C		5,79	5,60	0,00	6,40	0,00	5,47	6,74	6,18	5,79	7,10	6,19	0,00	0,00	0,00	0,00	5,49	6,04	7,38	6,57	5,96
A	**Semilla + P5RW-1 + estrés abiótico**	8,02	7,94	7,45	7,62	0,00	8,00	8,01	7,79	7,94	7,62	8,16	0,00	7,92	7,40	6,83	7,02	6,92	8,10	0,00	0,00
B		6,14	6,58	7,62	7,84	8,32	0,00	7,55	7,62	0,00	8,19	7,84	7,54	7,45	8,39	8,02	7,96	7,59	0,00	0,00	0,00
C		6,94	7,10	7,82	7,64	0,00	7,59	8,14	0,00	8,29	0,00	0,00	7,94	7,46	7,91	7,40	8,32	7,94	7,51	0,00	7,93
A	**Semilla + P5RB + estrés abiótico**	0,00	0,00	7,66	7,81	6,50	7,42	8,10	6,32	7,45	6,65	7,20	0,00	0,00	6,05	7,41	8,01	8,10	7,48	7,35	0,00
B		7,54	7,60	6,95	8,10	7,40	0,00	0,00	6,98	7,00	7,64	7,40	6,94	7,89	7,90	7,43	7,72	0,00	0,00	7,68	7,76
C		0,00	0,00	7,37	7,96	6,60	8,35	7,66	6,40	6,60	7,84	7,59	7,70	0,00	0,00	7,50	6,97	6,80	7,54	6,46	7,88

Nota. Un valor de 0,00 significa que la semilla no germinó.

Tabla H3 Análisis de varianza para la longitud de la plántula de *Z. mays* con distintos tratamientos tras 14 días a 28 °C

Fuente	GL	SC Ajust.	MC Ajust.	Valor F	Valor p
Estrés hídrico simulado	1	9115	9114.69	1167.39	0.000
Bacteria endófita	6	46162	7693.61	985.38	0.000
Estrés hídrico simulado x Bacteria endófita	6	11779	1963.24	251.45	0.000
Error	28	219	7.81		
Total	41	165660			

Nota. GL = grados de libertad; SC Ajust. = suma de cuadrados ajustada; MC Ajust. = media cuadrática ajustada. Codificación de factores: (1; 0).

Tabla H4 Resumen del modelo del análisis de varianza

S	R-cuad.	R-cuad. (ajustado)	R-cuad. (pred)
2.79424	99.87%	99.81%	99.70%

Nota. S = desviación estándar del error del modelo; R-cuad. = coeficiente de determinación.

Tabla H5 Coeficientes estimados del modelo para los efectos de estrés, cepa y su interacción

Término	Coef	EE del coef.	Valor T	Valor p	FIV
Constante	98.36	1.61	60.97	0.000	
Estrés hídrico simulado					
1	-77.95	2.28	-34.17	0.000	7.00
Bacteria endófita					
P1RW	28.09	2.28	12.31	0.000	3.43
P3HI	48.48	2.28	21.25	0.000	3.43
P4HB-2	89.37	2.28	39.17	0.000	3.43

P5HO-1	37.92	2.28	16.62	0.000	3.43
P5RB	98.42	2.28	43.14	0.000	3.43
P5RW-1	149.17	2.28	65.38	0.000	3.43
Estrés hídrico simulado x Bacteria endófita					
1 P1RW	-1.44	3.23	-0.44	0.660	3.71
1 P3HI	-5.02	3.23	-1.55	0.131	3.71
1 P4HB-2	-40.98	3.23	-12.70	0.000	3.71
1 P5HO-1	7.01	3.23	2.17	0.039	3.71
1 P5RB	-45.09	3.23	-13.97	0.000	3.71
1 P5RW-1	-92.76	3.23	-28.75	0.000	3.71

Nota. EE = error estándar; FIV = factor de inflación de la varianza. Codificación de factores: (1; 0).

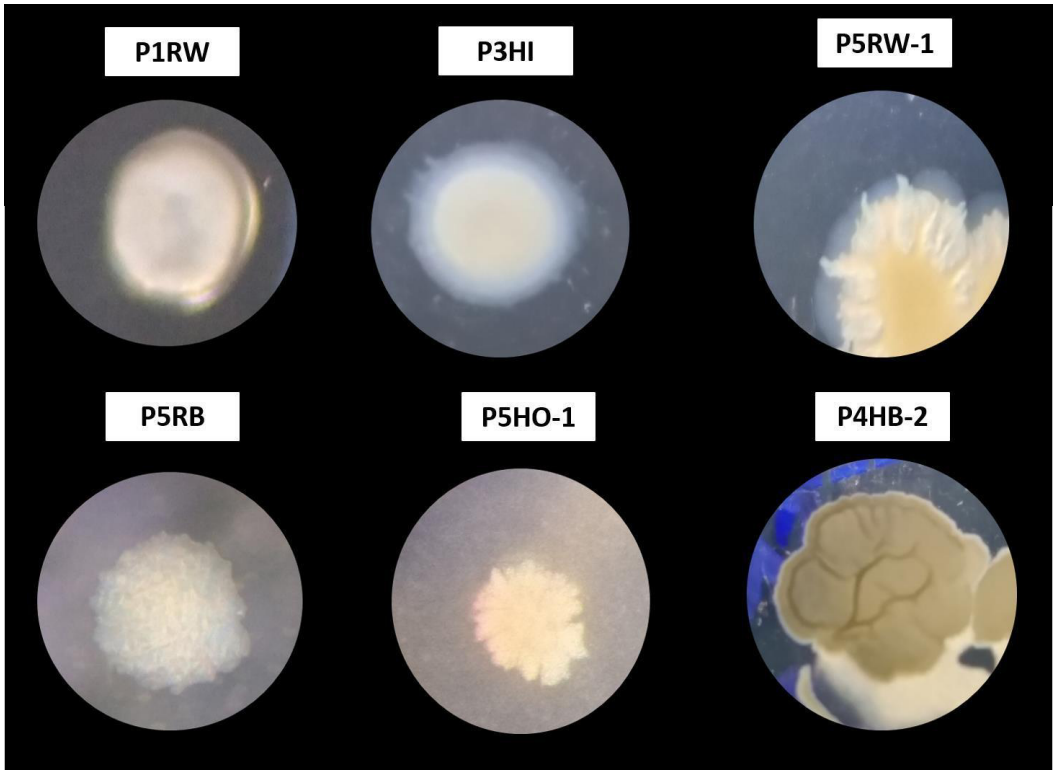


Figura A1. Colonias de seis bacterias endófitas aisladas de *C. spinosa.*

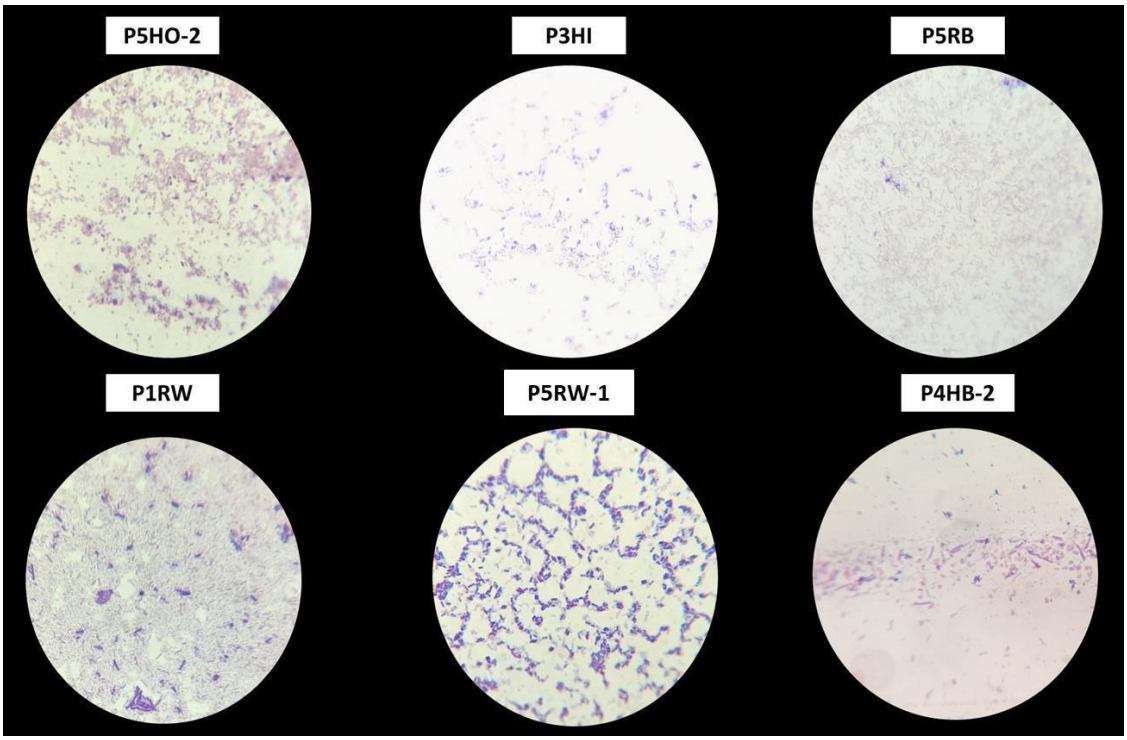


Figura A2. Tinción Gram de seis bacterias endófitas aisladas de *C. spinosa.*

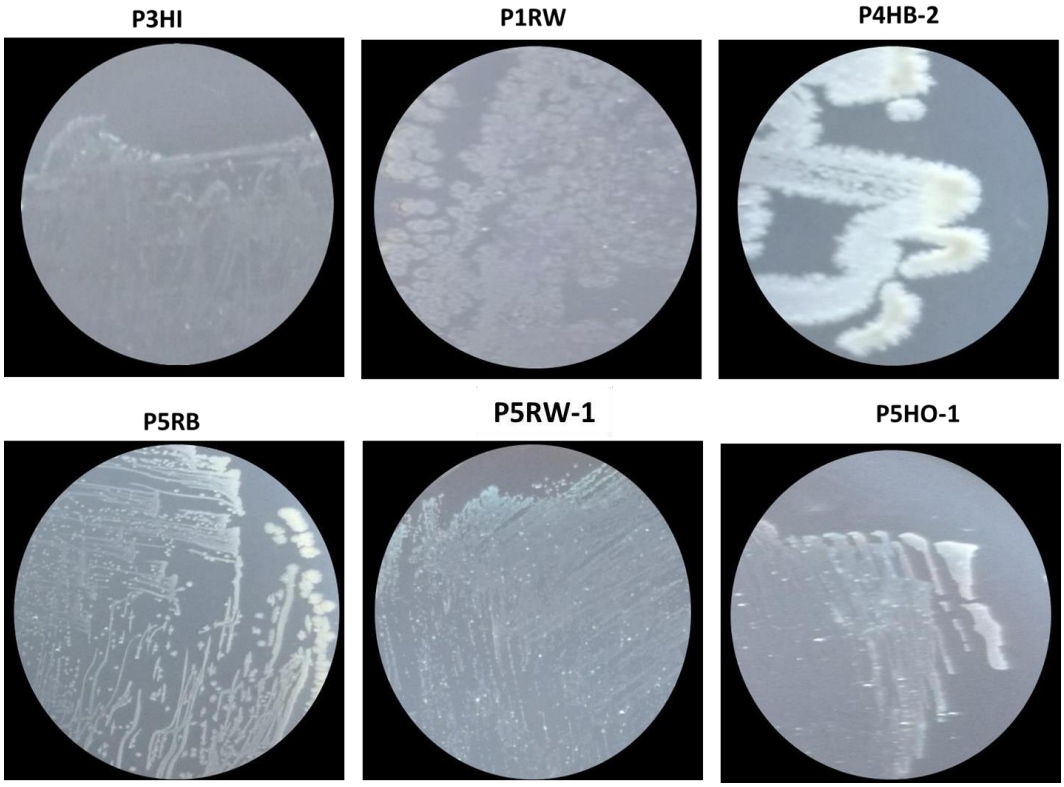


Figura B1. Crecimiento de seis bacterias endófitas aisladas de *C. spinosa* en medio Ashby tras

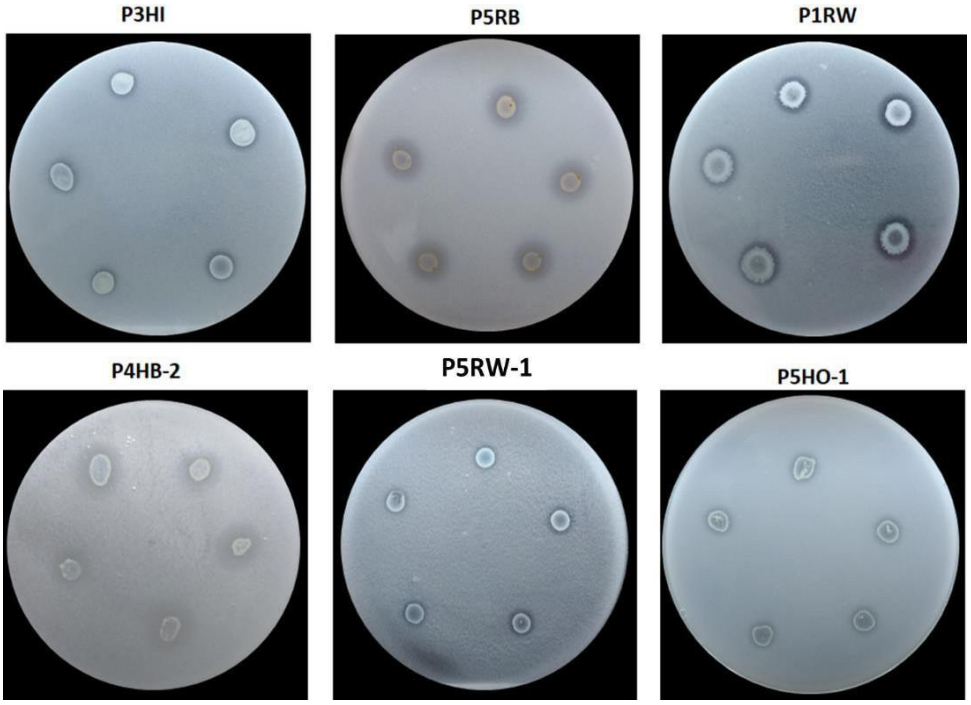


Figura C1. Formación del halos en el medio NBRIP-tricálcico de seis bacterias endófitas aisladas de *C. spinosa.*

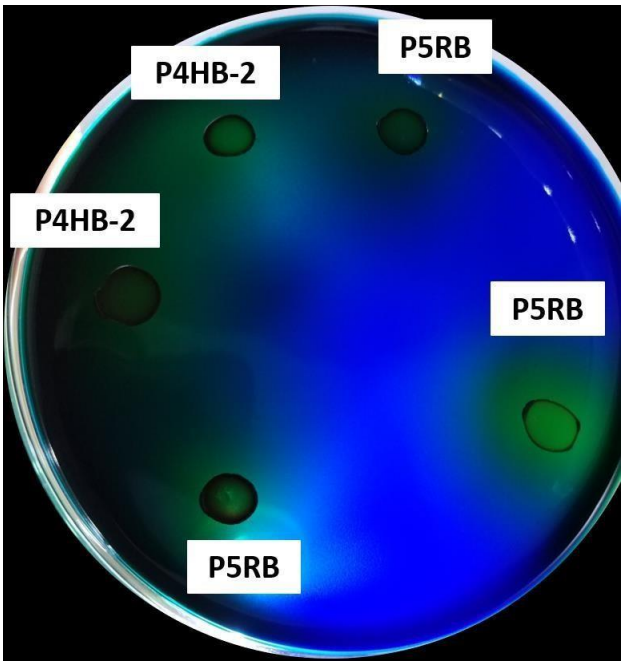


Figura D1. Formación del halo de solubilización de potasio en el medio Aleksandrov de seis bacterias endófitas aisladas de *C. spinosa.*

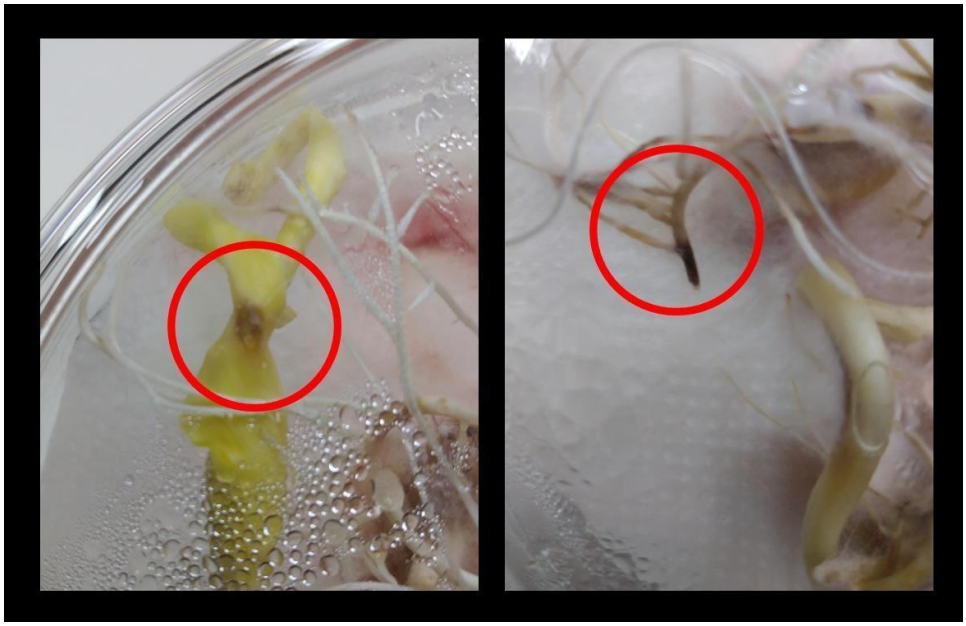


Figura G1. Formación de manchas en raíces y hojas producidas por *Fusarium* spp. aislado de *Z. mays*.