



Microorganismos de suelo y su relación con la calidad de la bebida de café: Una revisión*

Soil microorganisms and their relationship with coffee beverage quality: A review

José Andrés Rojas-Chacón¹, Fabián Echeverría-Beirute², José Pablo Jiménez Madrigal³, Andrés Gatica-Arias⁴

* Recepción: 9 de noviembre, 2023. Aceptación: 8 de febrero, 2024. Este trabajo formó parte de la tesis de Maestría del primer autor de la Maestría en Ciencia y Tecnología para la Sostenibilidad, Instituto Tecnológico de Costa Rica, San Carlos, Costa Rica.

¹ Instituto Tecnológico de Costa Rica, Maestría en Ciencia y Tecnología para la Sostenibilidad, Campus Tecnológico local San Carlos. 159-7050, Alajuela, Costa Rica. joseandresrojaschacon@hotmail.com (autor para la correspondencia; <https://orcid.org/0000-0001-8049-532X>)

² Instituto Tecnológico de Costa Rica, Escuela de Agronomía, Centro de Investigación y Desarrollo en Agricultura Sostenible del Trópico Húmedo. Apartado 159-7050, San Carlos, Alajuela, Costa Rica. fecheverria@itcr.ac.cr (<http://orcid.org/0000-0002-7238-220X>).

³ Instituto Tecnológico de Costa Rica, Escuela de Ciencias Naturales y Exactas, Laboratorio de Biología Molecular. Apartado 159-7050, San Carlos, Alajuela, Costa Rica. jjjimenez@itcr.ac.cr (<https://orcid.org/0000-0002-0345-8899>).

⁴ Universidad de Costa Rica, Escuela de Biología, Laboratorio Biotecnología de Plantas. Apartado 11501-2060, San José, San Pedro de Montes de Oca, Costa Rica. andres.gatica@ucr.ac.cr (<https://orcid.org/0000-0002-3841-0238>).

Resumen

Introducción. El café (*Coffea* spp.) es el segundo producto más comercializado a nivel mundial y cultivado en más de ochenta países. Su cultivo es complejo por pertenecer a un ecosistema donde factores abióticos y bióticos tienen dinámicas bajo diferentes condiciones de manejo agronómico. Para comprender el desarrollo de la planta y su influencia en la calidad sensorial del producto, hay que conocer la intrincada interacción entre la planta del café y los microorganismos autóctonos del cultivo. **Objetivo.** Describir el rol de la microbiota edáfica del café, bacterias y hongos, y cómo puede contribuir en la calidad final de la bebida. **Desarrollo.** El suelo es uno de los ecosistemas más diversos y menos estudiados, en el cual se desarrollan funciones ecológicas importantes para el crecimiento y desarrollo de las plantas. La identificación de los componentes microbianos del suelo y sus interacciones con otros organismos, son importantes desde el punto de vista agronómico. La microbiota edáfica puede favorecer la fisiología de la planta y de esta manera, se realiza la presente recopilación de información que busca asociar cómo los atributos sensoriales de la bebida de café pueden ser beneficiados por la microbiota del suelo. Se revisaron artículos de ScienceDirect, Scopus, Web of Science y Google Scholar, entre el 2011 y 2023. Los datos muestran la diversidad de rizobacterias promotoras del crecimiento vegetal (RPCV), bacterias fijadoras de nitrógeno (BFN) y hongos formadores de micorrizas arbusculares (HMA) asociados con el cultivo de café. También existen compuestos microbianos que juegan un papel importante en la formación de atributos sensoriales y están relacionados con la calidad en taza del café. **Conclusión.** La diversidad microbiana del suelo y fruto puede sintetizar o degradar compuestos que influyen en el perfil sensorial de la bebida, lo cual podría tener implicaciones para la sostenibilidad y calidad.

Palabras clave: agricultura sostenible, características organolépticas; ecología de suelo, microbioma funcional.



Abstract

Introduction. Coffee (*Coffea* spp.) is the second most traded product globally and is cultivated in over eighty countries. Its cultivation is complex because it belongs to an ecosystem where abiotic and biotic factors interact under various agronomic management conditions. To understand the development of the coffee plant and its influence on the sensory quality of the final product, it is necessary to explore the intricate interactions between the coffee plant and the native microorganisms within the crop environment. **Objective.** To describe the role of the coffee soil microbiota, specially bacteria and fungi, and how they may contribute to the final quality of the beverage. **Development.** Soil is one of the most diverse and least studied ecosystems, where crucial ecological functions for plant growth and development take place. Identifying soil microbial components and their interactions with other organisms is important from an agronomic perspective. The soil microbiota can enhance plant physiology; thus, this review aims to connect how the sensory attributes of coffee beverage can be positively influenced by soil microbiota. Articles from ScienceDirect, Scopus, Web of Science, and Google Scholar from 2011 to 2023 were reviewed. The data show the diversity of plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR), nitrogen-fixing bacteria (NFB), and arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) associated with coffee cultivation. Additionally, microbial compounds play an important role in the formation of sensory attributes and are related to the coffee cup quality. **Conclusion.** The microbial diversity of soil and on the fruit can synthesize or degrade compounds that affect the sensory profile of the coffee beverage, which could have implications for sustainability and quality.

Keywords: sustainable agriculture, organoleptic characteristics, soil ecology, functional microbiome.

Introducción

El café (*Coffea* spp.) es un cultivo de gran relevancia a nivel mundial por su alto valor como bebida, con un consumo diario de tres mil millones de tazas (International Coffee Organization, 2022). Este se cultiva en alrededor de ochenta países, donde abarcan más de 10,2 millones de hectáreas en las regiones tropicales y subtropicales del mundo (Alemayehu, 2017). Además, es la principal fuente de trabajo para 25 millones de familias en África, Asia y América Latina (do Céu Silva et al., 2022). Estadísticas recientes indican que un 80 % de la producción mundial de café arábica se encuentra en América Central y Sur, donde hay interés por encontrar alternativas viables al manejo convencional que permitan obtener un mejor precio por el producto y depender menos de insumos externos (Jezeer et al., 2018; Sternhagen et al., 2020).

El café arábica (*Coffea arabica* L.) es una planta originaria de las tierras altas de Etiopía, donde crece en el sotobosque de bosques tropicales (Krishnan et al., 2021). En estas zonas, el café se cultiva a una altura entre 700 y 2000 m s. n. m., con diferentes estrategias que van desde el manejo con poca intervención, bajo sombra y con el uso de bioinsumos orgánicos, hasta el manejo intensivo a plena luz y la aplicación excesiva de insumos de origen químico (Toniutti et al., 2017). En consecuencia, los efectos adversos del cultivo y procesamiento del café en el medio ambiente resaltan la importancia de desarrollar soluciones sostenibles para mantener el sustento de los productores y minimizar el impacto ambiental.

El suelo es un ecosistema dinámico y complejo, esencial para el crecimiento y desarrollo de las plantas (Prates et al., 2021). La evaluación de la salud del suelo se basa en variables de calidad química, física y biológica, las cuales garantizan la sostenibilidad de la producción de cultivos en tierras agrícolas. Se ha demostrado que los componentes de la biota del suelo, como la comunidad, abundancia, diversidad y actividad microbiana, son indicadores importantes de la calidad del suelo (Sahu et al., 2019). La microbiota del suelo juega un papel clave en la mineralización de los residuos vegetales para formar nutrientes de fácil absorción por las plantas, para optimizar

su crecimiento y desarrollo (Custódio et al., 2022; Meena et al., 2017), así como mantener la fertilidad del suelo y sanidad de las plantas (Tahat et al., 2020).

Como cultivo perenne, el café puede albergar una amplia y diversa cantidad de microorganismos benéficos en su rizosfera, incluidas bacterias y hongos, vitales para satisfacer las necesidades de la planta (Prates Júnior et al., 2021; Tahat et al., 2020). Sin embargo, es necesario comprender las especies de microorganismos que brindan estos beneficios. Algunos estudios han tratado de describir la dinámica de la microbiota del cultivo, así como durante el proceso de fermentación del café (Cruz-O'Byrne et al., 2021; Martínez et al., 2022; do Céu Silva et al., 2022). Pese a esto, ninguna revisión publicada ha profundizado en la influencia de la microbiota del suelo y frutos de café, con la calidad final. Es necesaria más investigación para revelar su biodiversidad e identificar las cepas que pueden modular las estructuras microbianas de la rizosfera hacia los frutos, de manera que contribuyan a la calidad de la bebida.

El objetivo de la presente revisión es describir el rol de la microbiota edáfica del café, bacterias y hongos, y cómo puede influir en la calidad de la bebida. Se utilizaron combinaciones de las siguientes palabras clave en español e inglés: café, *Coffea*, microbioma, microbiota, metagenómica, microorganismos, suelo, bacterias, hongos, endófitos, micorrizas, rizosfera, manejo agronómico, sostenibilidad, convencional, altitud y calidad de taza. Además, se utilizó la combinación de operadores booleanos básicos: AND, OR, NOT para incluir palabras clave o términos en la búsqueda. Las bases de datos analizadas fueron: PubMed, Google Scholar, Springer Link, SciELO y Scopus, entre los años 2011 y 2023.

Herramientas utilizadas para explorar la microbiota rizosférica del café

La primera mención de los microorganismos asociados a las plantas de café data del siglo XIX y trató sobre hongos micorrízicos arbusculares que colonizaban las raíces de *C. arabica* y *C. liberica* L. (Janse, 1897). Desde ese momento, se ha estudiado la microbiología del suelo con el fin de poder describir la diversidad en el café. El estudio de organismos se inició por medio de técnicas convencionales de cultivo en laboratorio que implica el aislamiento y la purificación. Sin embargo, aún es desconocido cuánta diversidad microbiana existe, pues nunca ha sido aislada ni estudiada en su totalidad (Hernando Posada et al., 2018). En este caso, la diversidad se limita a las obtenidas mediante técnicas de tinción o microscopía, identificadas por morfología, bacterias, micorrizas y hongos filamentosos (Cabrera-Rodríguez et al., 2020).

A finales del siglo XX, surgieron avances en biología molecular que han llevado al desarrollo de técnicas ómicas, con un protagonismo en el estudio de la diversidad y abundancia microbiana. Estos métodos han contribuido significativamente a la microbiología edáfica y a aumentar el número de especies microbianas conocidas (Duong et al., 2020). En búsqueda para comprender en detalle la comunidad microbiana total del suelo, se utilizan cada vez más las tecnologías ómicas como la metagenómica, las tecnologías de secuenciación de ADN de alto rendimiento y el análisis del ADN extraído de muestras ambientales (Nwachukwu & Babalola, 2022).

El surgimiento de la metagenómica ha resuelto el desafío de capturar toda la comunidad microbiana en una muestra ambiental, al permitir el análisis de genomas completos sin necesidad de cultivo. Hasta el momento, la mayoría de los estudios metagenómicos relacionados con la diversidad de los microorganismos del café se realizaron con plataformas de secuenciación de segunda generación, que permiten secuenciar solo una parte (regiones hipervariables) de marcadores de ADN como el gen ribosomal 16S para bacterias y las subunidades 18S o 26S/28S e ITS para hongos (Nwachukwu & Babalola, 2022). Varios autores han realizado análisis de metagenomas (Cabrera-Rodríguez et al., 2020; Collins Caldwell et al., 2015) en los que describen los habitantes bacterianos presentes en la rizosfera del café con manejo de cultivo orgánico o convencional.

Funciones y diversidad de la microbiota rizosférica del café

La estrecha capa de los primeros 20 cm de suelo bajo la influencia directa de las raíces de las plantas, es decir, la rizosfera, se considera un punto de alta actividad microbiana y representa uno de los ecosistemas más complejos. Una gran diversidad de organismos se especializan en vivir en la rizosfera, incluidas bacterias, hongos, nematodos, algas, protozoos, virus y arqueas (Compant et al., 2019). Las raíces liberan gran diversidad de compuestos químicos orgánicos en su rizosfera como resultado de sus procesos metabólicos. A este proceso se le denomina rizodeposición y a los metabolitos liberados se les denominan rizodepósitos o exudados de raíces. Estos exudados son una mezcla de una amplia variedad de compuestos orgánicos, incluidos metabolitos primarios y secundarios. Los metabolitos primarios, incluidos los carbohidratos, aminoácidos y los ácidos orgánicos, se secretan en cantidades mayores en comparación con los metabolitos secundarios, como los flavonoides, glucosinolatos y reguladores de crecimiento (Vives-Peris et al., 2019).

El proceso de rizodeposición conduce a una selección activa de microbios del suelo, lo que da como resultado diferentes comunidades bacterianas y fúngicas que colonizan la rizosfera, las raíces y, en cierta medida, las partes aéreas de las plantas (Dastogeer et al., 2020). Una vez estos microbios se establecen en la rizosfera, producen sustancias como metabolitos secundarios, antibióticos, fitohormonas y otros compuestos que ayudan a la planta huésped en su crecimiento, desarrollo y mecanismos de defensa (Meena et al., 2017; Vejan et al., 2016) (Figura 1).

Se ha descubierto la existencia de microorganismos asociados con una determinada especie o genotipo de planta, conocidos como el microbioma central de la planta (Lemanceau et al., 2017). Se identificó un microbioma central del café comprendido por los seis taxones bacterianos *Sphingobium*, *Rhizobium*, *Acidobacter*, *Sphingomonas*, *Burkholderia* y *Amycolatopsis* (Bez et al., 2023). Se cree que el microbioma central de la planta de café comprende taxones microbianos clave para la salud de la planta. En estudios realizados por de Sousa et al. (2022), se analizó la estructura y función del microbioma de la rizosfera por medio de metagenómica, en cinco especies diferentes, *C. arabica*, *C. canephora*, *C. stenophylla*, *C. racemosa* y *C. liberica*. Sus hallazgos indicaron que *C. arabica* y *C. stenophylla* tienen diferentes microbiomas, mientras que no se detectaron diferencias entre las otras especies de *Coffea* evaluadas. El microbioma central de la rizosfera determinado comprendió géneros como *Streptomyces*, *Mycobacterium*, *Bradyrhizobium*, *Burkholderia*, *Sphingomonas*, *Penicillium*, *Trichoderma* y *Rhizophagus*.

Rizobacterias promotoras del crecimiento vegetal (RPCV)

El término “rizobacterias promotoras del crecimiento de las plantas” se refiere a las bacterias que colonizan las raíces (rizosfera) y mejoran el crecimiento de las plantas. Las RPCV constituyen un grupo de microorganismos que representan entre 2 % y 5 % de las bacterias presentes en el suelo (Sagar et al., 2021; Urgiles-Gómez et al., 2021). En función a las interacciones con las células vegetales, las RPCV se pueden clasificar en bacterias simbióticas que habitan dentro de las plantas y rizobacterias de vida libre (Rai et al., 2020; Vejan et al., 2016). La inducción de la promoción del crecimiento de las plantas de café por RPCV ejerce múltiples efectos benéficos, a través de mecanismos directos e indirectos (González-Osorio et al., 2020; Moreno Reséndez et al., 2018; Prates Júnior et al., 2021).

Los mecanismos directos se expresan cuando las bacterias sintetizan metabolitos que facilitan la disponibilidad de elementos nutritivos para las plantas, entre estos se mencionan la fijación biológica de nitrógeno y la solubilización de fósforo (Meena et al., 2017; Sagar et al., 2021). Además, se han reportado bacterias que participan en la regulación del crecimiento vegetal, por medio de la síntesis de fitohormonas, principalmente auxinas, giberelinas, ácido jasmónico y etileno, que favorecen una mayor altura de la planta, área foliar y biomasa del sistema radical (Gouda et al., 2018). Los mecanismos indirectos cumplen una función de biocontrol mediante efectos antagonistas a enfermedades y la producción de sustancias antimicrobianas, enzimas líticas, compuestos volátiles inhibidores de patógenos y sideróforos (Gouda et al., 2018; Moreno Reséndez et al., 2018; Vejan et al., 2016).

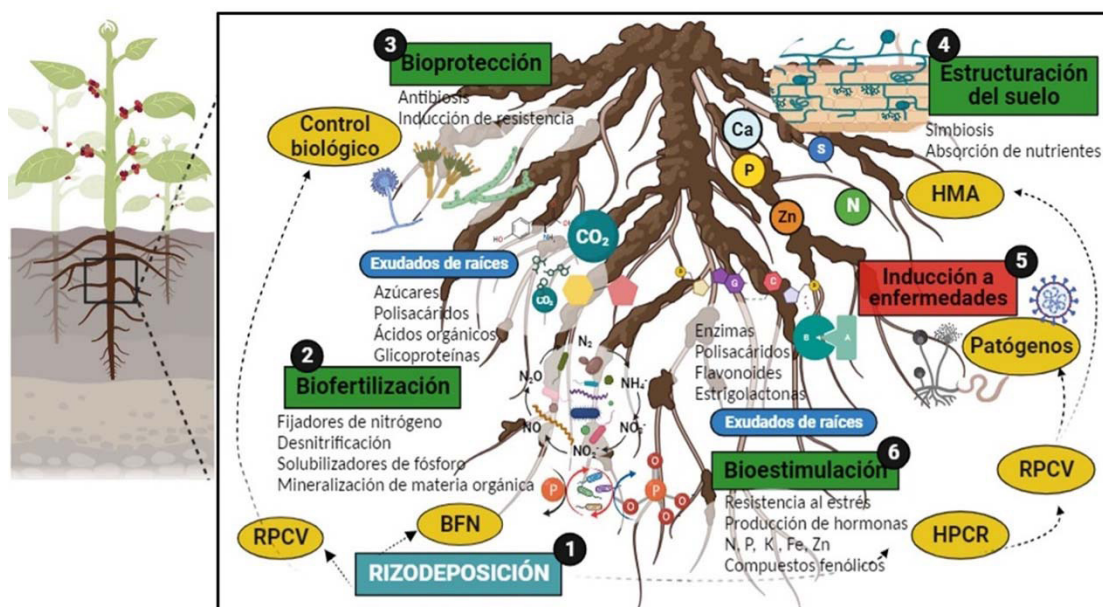


Figura 1. Interacciones entre planta de café (*Coffea* spp.)-microorganismos del suelo. **1- Rizodeposición** es la forma por la cual las plantas secretan sustancias que modifican su entorno. **2- Biofertilización**, microorganismos con capacidad de transformar los nutrientes minerales en formas biodisponibles para las plantas. **3- Bioprotección o biocontrol**, inhibición o supresión de patógenos por recursos por medio de antibiosis, e inducción de resistencia. **4- Hongos micorrízicos arbusculares (HMA)** forman asociaciones simbióticas y suministran al huésped nutrientes que son inaccesibles para las raíces. **5- Patógenos**. Algunos agentes patógenos pueden inducir enfermedades severas y reducir significativamente la productividad y calidad del fruto. **6- Bioestimulación**, rizobacterias promotoras del crecimiento (RPCV) y hongos promotores del crecimiento vegetal (HPCR) con capacidad de sintetizar compuestos para optimizar el crecimiento de las plantas. Creación propia con base en el empleo de BioRender.com.

Figure 1. Interactions between coffee plant (*Coffea* spp.) and soil microorganisms. **1- Rhizodeposition** is the process by which plants secrete substances that modify their environment. **2- Biofertilization**, microorganisms capable of transforming mineral nutrients into bioavailable forms for plants uptake. **3- Bioprotection or Biocontrol**, inhibition or suppression of pathogens through resources like antibiosis and induction of resistance. **4- Arbuscular Mycorrhizal Fungi (AMF)** form symbiotic associations with plants and supply to the host with nutrients that are otherwise inaccessible to roots. **5- Pathogens**. Some pathogens can induce severe diseases, significantly reducing fruit productivity and quality. **6- Biostimulation**, involves plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) and fungi (PGPF) that synthesize compounds to optimize plant growth. Created by the authors using BioRender.com.

La endosfera es el compartimento mejor descrito de la microbiota autóctona del café (Prates Júnior et al., 2021). Entre los géneros de RPCV más reportados en *Coffea* spp se encuentran: *Pseudomonas*, *Agrobacterium*, *Enterobacter*, *Bradyrhizobium*, *Azospirillum*, *Streptomyces*, *Herbaspirillum* y *Acetobacter* (Collins Caldwell et al., 2015; Lamelas et al., 2020). Otros estudios también reportaron a *Erwinia*, *Bacillus*, *Micrococcus* y *Burkholderia* (Urgiles-Gómez et al., 2021); *Serratia*, *Flavobacterium*, *Streptomyces*, *Mycobacterium*, *Bradyrhizobium* y *Sphingomonas* (de Sousa et al., 2022).

Bacterias fijadoras de nitrógeno (BFN)

Las bacterias fijadoras de nitrógeno (BFN) o diazotarias son de gran importancia agrícola como intermediarios en el proceso de fijación biológica del nitrógeno (N) (Rai et al., 2020; Urgiles-Gómez et al., 2021). En el cultivo de café, estas bacterias pueden influir en la nutrición, al aumentar la capacidad de asimilación de N de dos maneras: indirecta con el incremento del sistema radical o directa al estimular el sistema de transporte de N en la planta

(Prates et al., 2021). La fijación biológica de nitrógeno convierte el dinitrógeno (N_2) en una forma utilizable por las plantas (NH_4^+) (Soumare et al., 2020).

Se ha reportado a *Acetobacter diazotrophicus* como las primeras bacterias fijadoras de nitrógeno asociadas con las plantas de café, la cual se encuentra tanto en los tejidos de la planta, como en la rizosfera (Jimenez-Salgado et al., 1997). También, los géneros de bacterias *Erwinia*, *Bacillus*, *Acetobacter*, *Azospirillum*, *Rhizobium* y *Azotobacter*, han sido identificados en el cultivo de café y participan en la fijación de nitrógeno en el suelo (Collins Caldwell et al., 2015; Duong et al., 2021).

La rizosfera del café varía de acuerdo con la especie (de Sousa et al., 2022) y localidad reportada (Bez et al., 2023), por ejemplo, en *C. arabica* dominan los géneros *Bacillus*, *Pseudomonas*, *Micrococcus*, *Serratia* y *Flavobacterium*, mientras que en el *C. canephora* se encontraron en mayoría los géneros *Bacillus*, *Pseudomonas* y *Flavobacterium* (Cortes et al., 2022). A continuación, se detallan diversas RPCV y BFN, así como su rol en el cultivo de café (Cuadro 1).

Cuadro 1. Rol de rizobacterias promotoras del crecimiento vegetal (RPCV) y bacterias fijadoras de nitrógeno (BFN) en el cultivo de café (*Coffea* spp.), reportados en diferentes países.

Table 1. Role of plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) and nitrogen-fixing bacteria (NFB) in coffee cultivation (*Coffea* spp.), reported in different countries.

Organismo	Rol en suelo/planta	Especie	País	Referencia
<i>Azospirillum amazonense</i>	Fijación de N y producción de ácido indol-3-acético (AIA)	<i>Coffea</i> spp	Perú, Nigeria	(Alcarraz Curi et al., 2019; Mukharib et al., 2018)
<i>Pseudomonas putida</i> , <i>Pseudomonas aeruginosa</i>	Solubilización de fósforo, agente efectivo de control biológico de los nematodos	<i>Coffea</i> spp	India, Vietnam	(Nguyen et al., 2021; Srigandha et al., 2017)
<i>Azotobacter</i> sp, <i>Burkholderia gladioli</i>	Solubilización de fósforo	<i>C. arabica</i>	Ecuador, Perú	(Alcarraz Curi et al., 2019; Granda-Mora et al., 2021)
<i>Staphylococcus succinus</i> , <i>Leclercia adecarboxylata</i> , <i>Kocuria</i> sp.	Solubilización de P, mejora el crecimiento y desarrollo en plántulas de café	<i>C. arabica</i>	Colombia	(Cisneros-Rojas et al., 2017; Ramos-Cabrera et al., 2021)
<i>Bacillus cereus</i>	Biocontrol de <i>Radopholus duriophilus</i> y promotores del crecimiento de las plantas	<i>C. canephora</i> y <i>C. liberica</i>	Vietnam	(Duong et al., 2021)
<i>Bacillus subtilis</i> y <i>Bacillus licheniformis</i>	Bioestimulante en crecimiento y parámetros fisiológicos de plántulas	<i>C. arabica</i>	Brasil	(Ferraro et al., 2023)
<i>Bacillus subtilis</i> , <i>Pseudomonas fluorescens</i>	Biocontrol y antagonismo a <i>Myrothecium roridum</i>	<i>C. canephora</i> y <i>C. arabica</i>	India	(Ranjini & Naika, 2019)
<i>Trichoderma</i> sp.	Promotor de crecimiento y antagonista antagonizar contra <i>Mycena citricolor</i>	<i>C. arabica</i>	Costa Rica	(Escudero-Leyva et al., 2023)
<i>Bacillus amyloliquefaciens</i>	Bioestimulante de crecimiento, biocontrol y antagonismo a <i>Colletotrichum gloeosporioides</i> y <i>Fusarium oxysporum</i>	<i>C. arabica</i>	Ethiopia	(Kejela et al., 2016)
<i>Arthrobacter koreensis</i>	Precursor de la calidad de la semilla y productor de ácido málico y láctico	<i>C. arabica</i>	Brasil	(Martinez Suzzi et al., 2019)
<i>Bacillus</i> sp, <i>B. anthracis</i> , <i>Pseudomonas dimunita</i> , <i>B. subtilis</i>	Agentes de control biológico de <i>Pratylenchus coffeae</i> y promotor de crecimiento	<i>C. anephora</i>	Indonesia	(Alemayehu, 2017)
<i>Ktedonobacter</i> sp. y <i>Exidiopsis</i> sp.	Endófitos	<i>C. arabica</i>	Costa Rica y Nicaragua	(Fulthorpe et al., 2019)

Hongos promotores del crecimiento vegetal

Los hongos promotores del crecimiento vegetal (HPCV) pueden colonizar la rizosfera de las plantas, de manera que favorecen su crecimiento y protegen contra algunos patógenos (Shaw et al., 2016; Urgiles-Gómez et al., 2021). Es por ello que los HPCV son un componente crítico dentro de las comunidades microbianas del suelo y cuyo papel es de gran importancia para la sanidad de las plantas (Duong et al., 2020). Algunos de estos organismos están relacionados con el ciclo de nutrientes, la descomposición de la materia orgánica y efectos de biocontrol (Frąc et al., 2018).

Entre las especies de mayor impacto, el género *Trichoderma* ha sido estudiado para el biocontrol de patógenos, al secretar sustancias antifúngicas, como antibióticos y enzimas que degradan la pared celular de hongos patogénicos, y como efecto secundario estimula el crecimiento de las plantas (Shaw et al., 2016). Un estudio reciente demuestra que diferentes aislados de *Trichoderma* tienen potencial para la promoción del crecimiento de las plantas y el antagonismo contra *Mycena citricolor* en café (Escudero-Leyva et al., 2023).

Una revisión de la microbiota del café reveló que *Ascomycota* fue el filo más reportado, con *Penicillium*, *Aspergillus*, *Fusarium* y *Trichoderma* como los géneros identificados con mayor frecuencia (Duong et al., 2020). Se ha reportado que las prácticas de manejo agronómicas en el cultivo de café pueden modificar las comunidades fúngicas del suelo. Así, en plantaciones con manejo orgánico se encontró una mayor abundancia de organismos del filo *Ascomycota*, mientras que las parcelas manejadas de forma convencional prevalecía el filo *Chytridiomycota* (Jurburg et al., 2020). En cuanto a la composición de la comunidad fúngica en suelo y frutos de café, se identificaron un total de cinco filos comunes, entre ellos *Ascomycota*, *Basidiomycota*, *Chytridiomycota*, *Mortierellomycota* y *Mucoromycota*, el primero de ellos fue el más abundante (Reis Veloso et al., 2020).

Hongos formadores de micorrizas arbusculares (HMA)

Los hongos micorrízicos arbusculares (HMA) pertenecientes al filo *Mucoromycotina* y al subfilo *Glomeromycotina*, son considerados hongos ancestrales (Prates Júnior et al., 2021; Spatafora et al., 2016). Las plantas de café son plantas micotróficas, ya que dependen de hongos micorrízicos para su crecimiento y desarrollo (Bano & Uzair, 2021). Estos HMA tienen la capacidad de generar relaciones mutualistas con las plantas, donde los hongos favorecen en las plantas la absorción de nutrientes (fósforo, nitrógeno y otros nutrientes esenciales) y agua, mientras estas entregan carbono reducido en forma de azúcares y lípidos (De Beenhouwer et al., 2015; Genre et al., 2020).

Las micorrizas benefician a las plantas al aumentar el área de superficie efectiva para la absorción de nutrientes y agua del suelo (Hernández-Acosta et al., 2021). Además, las plantas de café con asociación de micorrizas son más competitivas y pueden tolerar el estrés biótico y abiótico (Genre et al., 2020). Los HMA tienen la capacidad de mejorar la absorción por parte de la planta huésped de nutrientes inmóviles, en particular P, y varios micronutrientes como el Zn y Cu (Siqueira et al., 1998).

En condiciones de campo, las plantas de café adultas están asociadas con una comunidad diversa de HMA (Lovera et al., 2022). En estudios previos, se han identificado un total de setenta especies de HMA asociadas con el cultivo de café (Diniz Cogo et al., 2017). Sin embargo, en esta revisión se han encontrado un total de 92 especies de micorrizas reportadas para el cultivo de café, *Glomeromycetes* (82), *Archaeosporomycetes* (5) y *Paraglomeromycetes* (4). De estas clases, las familias *Glomeraceae* (27), *Gigasporaceae* (25) y *Acaulosporaceae* (22), son las que concentran más especies representadas.

Investigaciones realizadas en Costa Rica (Aldrich-Wolfe et al., 2020; Prates Júnior et al., 2019) estudiaron comunidades HMA de raíces de café con manejo orgánico respecto a suelos manejados de forma convencional. Estos estudios reportaron que las familias *Gigasporaceae* y *Acaulosporaceae* dominaron las comunidades de

HMA del café en términos de abundancia. La riqueza de *Gigasporaceae* fue mayor en los campos manejados de forma convencional, mientras que la riqueza de *Acaulosporaceae* se encontró con mayor frecuencia en suelos orgánicos. En Brasil, se ha reportado la presencia de HMA en suelos cultivados con café con manejo agroecológico y convencional. El análisis molecular indicó un mayor índice de diversidad de hongos formadores de micorrizas en los sistemas agroecológicos que en las parcelas bajo manejo convencional. En este estudio, se reportó la presencia de los géneros *Glomus*, *Acaulospora*, *Scutellospora*, *Archaeospora*, *Ambispora*, *Gigaspora*, *Rhizophagus*, *Dentiscutata* y *Paraglomus* (Prates Júnior et al., 2019).

Microbioma y compuestos asociados a la calidad del café

El aspecto nutricional del café se refleja en la calidad de sus frutos y, en consecuencia, en la calidad de su bebida (Prates Júnior et al., 2021). Esto ocurre porque una planta con un estado nutricional óptimo es más eficiente en la producción de fotoasimilados que pueden ser asignados como fuente de energía para el metabolismo y la defensa contra patógenos (Sahu et al., 2017). En cuanto a la absorción de nutrientes, se dice que después del nitrógeno, el fósforo es el segundo macronutriente limitante en la producción de café, ambos relacionados con la producción de cafeína y proteínas. Para obtener estos nutrientes, las plantas dependen de mecanismos como la síntesis de fosfatasa, ácidos orgánicos y glomalina, en gran medida asociados con HMA, lo que involucra una ruta regulada para absorción para la planta y como respuesta las plantas secretan compuestos carbonados que son asignados para estos microorganismos (Andrade et al., 2019).

También se ha reportado que algunas especies de hongos formadores de micorrizas en *C. arabica* pueden influir en la concentración y la composición de metabolitos secundarios, como aceites esenciales, apocarotenoides, y compuestos fenólicos acumulados en su mayoría en los granos (Prates Júnior et al., 2021). En estudios realizados por Morales-Ramos et al. (2020), mencionaron que algunos HMA están involucrados en la síntesis de productos relacionados con la calidad sensorial del café; entre ellos: alcaloides, compuestos volátiles y fenólicos como los ácidos clorogénicos, incluido el ácido cafeoilquínico. La síntesis de aminoácidos por HMA y bacterias promotoras de crecimiento vegetal influyen en la producción de cafeína, un alcaloide derivado de la glicina, el ácido L-aspartico y la L-glutamina (Martínez et al., 2019).

La microbiota asociada a las plantas de café representa un papel crítico en la fisiología, la producción y la calidad final del grano (Pimenta et al., 2018; Reis Veloso et al., 2020). Algunos autores indican que la rizosfera del cultivo de café tiene influencia con los microorganismos y les permite colonizar los tejidos vegetales externos e internos y logran llegar hasta los frutos (Prates Júnior et al., 2021). El conocimiento de la diversidad microbiana asociada con el fruto de café es crucial para entender las interacciones, rutas metabólicas, productos y los posibles metabolitos microbianos como los precursores sensoriales asociados con bebidas de café de mayor calidad (Cheng et al., 2016).

La calidad en la bebida de café es el resultado de factores y condiciones del suelo (Reis Veloso et al., 2020), altitud (Tolessa et al., 2017), genética (Louzada Machado et al., 2022), sombra (Torrez et al., 2023), manejo agronómico (Cabrera-Rodríguez et al., 2020; Jurburg et al., 2020), plagas y/o enfermedades (Echeverría-Beirute et al., 2018). Por ejemplo, en el cultivo de café arábica, altitudes elevadas influyen directamente en la composición química de los granos, así como el perfil microbiano y sensorial, en particular el aroma y fragancia (Machado Martins et al., 2020).

También se sabe que el método de procesamiento del café influye en los factores metabólicos endógenos del fruto y en factores exógenos como la ecología microbiana y las condiciones de procesamiento (De Bruyn et al., 2016; Elhalis et al., 2020; Zhang et al., 2019). Aunque la función principal de la fermentación en el café es la eliminación de la capa de mucílago adherida al pergamino, este proceso también desencadena varios cambios

químicos dentro de los granos que son precursores de compuestos beneficiosos para la calidad sensorial de los granos (Bratz Simmer et al., 2022; Reis Evangelista et al., 2015). Un estudio de bacterias autóctonas en frutos de café (Mahatmanto et al., 2023) reportó el género *Bacillus* como el encargado de producir las enzimas para la degradación de la pulpa del café, como son la poligalacturonasa y pectina liasa.

En consecuencia, al afectar a la comunidad microbiana, se sugiere que también se afecta la composición bioquímica de la bebida de café (Peñuela-Martínez et al., 2023). La microbiota nativa impacta el concepto de *terroir* microbiano, que sugiere que los productos sensoriales del café pueden explicarse de forma parcial por la diversidad microbiana en ese ambiente (Cruz-O'Byrne et al., 2021). Hay una amplia variedad de bacterias y levaduras en el proceso de la fruta y en la fermentación, que variaron en abundancia y diversidad de especies, así como, en los productos sensoriales. Los principales géneros microbianos encontrados fueron *Pichia*, *Klebsiella*, *Candida*, *Hanseniaspora*, *Meyerozyma*, *Wickerhamomyces*, *Ochrobactrum*, *Chryseobacterium*, *Escherichia*, *Erwinia*, *Enterococcus*, *Staphylococcus*, *Pseudomonas*, *Paenibacillus* y *Bacillus* (Evangelista et al., 2015; Martinez et al., 2022).

También se sabe que algunas especies de *Proteobacteria*, contribuyen a la producción de diacetilo, compuestos volátiles y enzimas. Estas últimas convierten el dióxido de carbono en ácido acético, lo que influye en el sabor y la acidez de la bebida (de Melo Pereira et al., 2020). En un estudio sobre el impacto de la fermentación en la calidad de la bebida, se identificaron una gama de compuestos volátiles además de los ácidos málico, láctico, cítrico, isobutírico, succínico y oxálico, muchos de los cuales tienen una correlación positiva con la construcción de atributos sensoriales (Pereira Bressani et al., 2020) (Figura 2). La calidad sensorial es causada por un cambio en la composición química del grano, influenciada por microorganismos, reacciones enzimáticas, así como parámetros ambientales (Ulhano Braga et al., 2023).

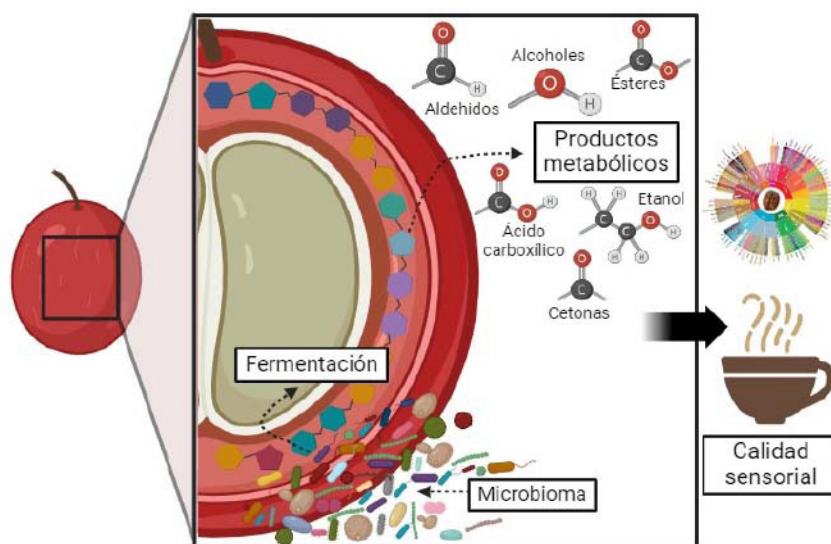


Figura 2. Relación del microbioma del fruto de café (*Coffea* spp.) implicados en el proceso fermentativo y la producción de productos metabólicos en la calidad sensorial de la bebida. Creación propia con el empleo de BioRender.com.

Figure 2. Relationship of the coffee fruit (*Coffea* spp.) microbiome involved in the fermentation process and the production of metabolic products to the the sensory quality of the beverage. Created by the authors using BioRender.com.

Microbioma común entre suelo y fruto de café

El conocimiento de los microorganismos autóctonos que crecen en el suelo de los cafetales es esencial para comprender la complejidad de estas comunidades bióticas. Algunos estudios han evaluado la composición microbiana del suelo en respuesta al manejo del agroecosistema cafetalero con la secuenciación del ADN del suelo (Jurburg et al., 2020). De igual manera, mediante un estudio metagenómico se ha informado que el microbioma del suelo en cafetales bajo producción orgánica y convencional, prevalecen los filos *Proteobacteria*, *Acidobacteria* y *Planctomycetes* en ambos ambientes (Cabrera-Rodríguez et al., 2020). Sin embargo, ningún estudio ha informado si existe esta misma relación microbiológica entre el suelo, el fruto y el proceso de fermentación.

Existen taxones compartidos entre la rizósfera, la endosfera y la episfera de la planta de café. Un estudio mostró diez géneros bacterianos (*Bacillus*, *Burkholderia*, *Citrobacter*, *Enterobacter*, *Gluconacetobacter*, *Kocuria*, *Pseudomonas*, *Serratia*, *Stenotrophomonas* y *Streptomyces*), así como seis géneros de hongos (*Aspergillus*, *Cladosporium*, *Cylindrocarpon*, *Fusarium*, *Penicillium* y *Trichoderma*) (Duong et al., 2020). Estos microorganismos pueden considerarse los más competitivos en la colonización de los cafetos y pueden llegar al interior del fruto.

El análisis por medio de metodologías modernas de biología molecular, como lo es la metagenómica, ha permitido comprender el comportamiento, la abundancia y la riqueza de las comunidades microbianas presentes en el suelo (Duong et al., 2020). Se han realizado estudios metagenómicos de secuenciación y análisis del ADN, para lograr dar a conocer y entender la microbiota en la producción de café. Por ejemplo, Reis Veloso et al. (2020) sugieren que los factores ambientales en la microbiota bacteriana y fúngica que habita en los frutos y el suelo de los cafetos afectan la calidad de la bebida.

De los estudios existentes, Cruz-O'Byrne et al. (2021) realizaron una caracterización de la diversidad microbiana en la fermentación del café y su influencia en la calidad de la bebida. Su análisis de secuenciación reveló que las bacterias y los hongos filamentosos eran los organismos más comunes. Concluyeron que la calidad de la taza fue influenciada de forma positiva por la riqueza fúngica y bacteriana, en especial *Lactobacillales*, *Pichia* y *Pseudomonas*. Se reportan a *Proteobacteria* seguido de *Firmicutes* como los filos bacterianos más abundantes en fruto y suelo (Soares da Silva et al., 2020; Reis Veloso et al., 2020).

Investigadores han relacionado el microbioma bacteriano de la rizosfera y del proceso de fermentación de café (Solis Pino et al., 2023). Estos autores encontraron que los filos *Proteobacteria*, *Bacteroidetes*, *Firmicutes* y *Acidobacteria* fueron los taxones bacterianos dominantes y comunes tanto en suelo como en frutos. Además, demostraron una fuerte relación entre los microorganismos rizosféricos y las propiedades organolépticas del café, entre ellas, el sabor, la acidez, el equilibrio y el sabor residual.

De igual manera, se ha logrado confirmar que ciertas cepas involucradas en la fermentación del café pueden producir compuestos activos de sabor (de Melo Pereira et al., 2020). Se ha investigado la diversidad de bacterias autóctonas en frutos frescos de café arábica y robusta (Mahatmanto et al., 2023). Estos autores informaron que los frutos de arábica contenían un número menor de especies en comparación con los de robusta, pero una mayor abundancia de bacterias. La alta abundancia de bacterias en las cerezas de café arábica es aportada por el género *Leuconostoc*, mientras que en robusta es aportada por *Enterobacteria*.

Conclusiones

La calidad de taza en café no es un tema fácil de representar porque existen una serie de factores complejos entre la planta-microorganismos del suelo y su interacción, sumado con las percepciones del consumidor. Sin embargo, la presencia de microorganismos del suelo como los hongos micorrízicos, las bacterias fijadoras de nitrógeno y las bacterias endófitas de los frutos, contribuyen de forma directa e indirecta en la calidad final de la

bebida de café. El procesamiento de fermentación de los frutos, así como las condiciones edáficas y climáticas influyen en la composición química y microbiana de los cafés y en la calidad sensorial de la bebida. Se evidenció que las herramientas de biología molecular y ciencias ómicas han marcado un punto de inflexión en la historia de la biología, en especial en la descripción de la composición taxonómica y función de comunidades microbianas específicas, lo que permite tomar mejores decisiones sobre un manejo más sostenible del café y, de este modo, mejorar y diversificar los atributos sensoriales del café.

La exploración de microorganismos asociados con la planta del café y su fruto presenta oportunidades para la bioprospección a través de cultivos iniciadores y, en consecuencia, generar nuevos perfiles de taza. Este estudio sintetiza los datos existentes sobre el microbioma relacionado con el café, su función en el ecosistema, los metabolitos producidos por los microorganismos y sus efectos sobre el proceso de fermentación y la calidad de los granos y bebidas de café. Se destaca la importancia de las interacciones planta-microbio en la cadena productiva del café.

A medida que la importancia de la sostenibilidad para los mercados emergentes de cafés especiales continúa creciendo, se necesitan más estudios que se centren en comprender la influencia de la microbiota del suelo y sus efectos en las interacciones de la calidad del café. Además, se debe explorar a mayor profundidad el impacto potencial en las características organolépticas del café según las condiciones de manejo y ambiente.

Agradecimientos

Este trabajo fue financiado por la subvención UKRI-BBSRC ‘Desarrollo de capacidades en bioinformática en América Latina’ (CABANA), en el marco del proyecto “Explorando microbiomas del suelo de agroecosistemas contrastantes en América Latina”.

Referencias

- Alcarraz Curi, M., Heredia Jiménez, V., & Julian Ibarra, J. P. (2019). Cepas bacterianas nativas con actividades promotoras del crecimiento vegetal aisladas de la rizosfera de *Coffea* spp. en Pichanaqui, Perú. *Biotechnología Vegetal*, 19(4), 285–295. <https://revista.ibp.co.cu/index.php/BV/article/view/645>
- Aldrich-Wolfe, L., Black, K. L., Hartmann, E. D. L., Shivega, W. G., Schmaltz, L. C., McGlynn, R. D., Johnson, P. G., Asheim Keller, R. J., & Vink, S. N. (2020). Taxonomic shifts in arbuscular mycorrhizal fungal communities with shade and soil nitrogen across conventionally managed and organic coffee agroecosystems. *Mycorrhiza*, 30(4), 513–527. <https://doi.org/10.1007/S00572-020-00967-7>
- Alemayehu, D. (2017). Review on genetic diversity of coffee (*Coffea arabica* .L) in Ethiopia. *International Journal of Forestry and Horticulture*, 3(2), 18–27. <https://doi.org/10.20431/2454-9487.0302003>
- Andrade, S. A. L., Mazzafera, P., Schiavinato, M. A., & Silveira, A. P. D. (2019). Arbuscular mycorrhizal association in coffee. *Journal of Agricultural Science*, 147(2), 105–115. <https://doi.org/10.1017/S0021859608008344>
- Bano, S. A., & Uzair, B. (2021). Arbuscular Mycorrhizal Fungi (AMF) for improved plant health and production. In M. Kaushal, & R. Prasad (Eds.), *Microbial biotechnology in crop protection* (pp. 147–169). Springer Singapore. https://doi.org/10.1007/978-981-16-0049-4_6
- Bez, C., Esposito, A., Musonerimana, S., Nguyen, T. H., Navarro-Escalante, L., Tesfaye, K., Turello, L., Navarini, L., Piazza, S., & Venturi, V. (2023). Comparative study of the rhizosphere microbiome of *Coffea arabica* grown in different

- countries reveals a small set of prevalent and keystone taxa. *Rhizosphere*, 25, Article 100652. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.rhisph.2022.100652>
- Bratz Simmer, M. M., Soares da Silva, M. de C., Louzada Pereira, L., Rizzo Moreira, T., Carvalho Guarçoni, R., Reis Veloso, T. G., Réboli da Silva, I. M., Lorenzoni Entringer, T., Megumi Kasuya, M. C., Rodrigues da Luz, J. M., Moreli, A. P., & da Silva Oliveira, E. C. (2022). Edaphoclimatic conditions and the soil and fruit microbiota influence on the chemical and sensory quality of the coffee beverage. *European Food Research and Technology*, 248(12), 2941–2953. <https://doi.org/10.1007/s00217-022-04102-y>
- Cabrera-Rodríguez, A., Trejo-Calzada, R., García-De la Peña, G., Arreola-Ávila, J. G., Nava-Reyna, E., Vaca-Paniagua, F., Díaz-Velásquez, C., & Meza-Herrera, C. A. (2020). A metagenomic approach in the evaluation of the soil microbiome in coffee plantations under organic and conventional production in tropical agroecosystems. *Emirates Journal of Food and Agriculture*, 32(4), 263–270. <https://doi.org/10.9755/EJFA.2020.V32.I4.2092>
- Cheng, B., Furtado, A., Smyth, H. E., & Henry, R. J. (2016). Influence of genotype and environment on coffee quality. *Trends in Food Science & Technology*, 57, 20–30. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.tifs.2016.09.003>
- Cisneros-Rojas, C. A., Sánchez-de Prager, M., & Menjivar-Flores, J. C. (2017). Efecto de bacterias solubilizadoras de fosfatos sobre el desarrollo de plántulas de café. *Agronomía Mesoamericana*, 28(1), 149–158. <https://doi.org/10.15517/am.v28i1.22021>
- Collins Caldwell, A., Fidèles Silva, L. C., Canêdo da Silva, C., & Costa Ouverney, C. (2015). Prokaryotic diversity in the rhizosphere of organic, intensive, and transitional coffee farms in Brazil. *PloS One*, 10(6), Article e0106355. <https://doi.org/10.1371/JOURNAL.PONE.0106355>
- Compant, S., Samad, A., Faist, H., & Sessitsch, A. (2019). A review on the plant microbiome: Ecology, functions, and emerging trends in microbial application. *Journal of advanced research*, 19(1), 29–37. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.jare.2019.03.004>
- Cortes, A. D., & Nahar-Cortes, S. (2022). Biological nitrogen fixation in the rhizosphere of cacao (*Theobroma cacao* L.) and coffee (*Coffea* spp.) and its role in sustainable agriculture. In D. K. Maheshwari, R. Dobhal, & S. Dheeman (Eds.), *Nitrogen fixing bacteria: Sustainable growth of non-legumes* (pp. 215–231). Springer, Singapore. https://doi.org/10.1007/978-981-19-4906-7_10
- Cruz-O’Byrne, R., Piraneque-Gambasica, N., & Aguirre-Forero, S. (2021). Microbial diversity associated with spontaneous coffee bean fermentation process and specialty coffee production in northern Colombia. *International Journal of Food Microbiology*, 354, Article 109282. <https://doi.org/10.1016/J.IJFOODMICRO.2021.109282>
- Custódio, V., Gonin, M., Stabl, G., Bakhoun, N., Oliveira, M. M., Gutjahr, C., & Castrillo, G. (2022). Sculpting the soil microbiota. *The Plant Journal*, 109(3), 508–522. <https://doi.org/10.1111/TPJ.15568>
- Dastogeer, K. M. G., Tumpa, F. H., Sultana, A., Akter, M. A., & Chakraborty, A. (2020). Plant microbiome—an account of the factors that shape community composition and diversity. *Current Plant Biology*, 23, Article 100161. <https://doi.org/10.1016/J.CPB.2020.100161>
- De Beenhouwer, M., Van Geel, M., Ceulemans, T., Muleta, D., Lievens, B., & Honnay, O. (2015). Changing soil characteristics alter the arbuscular mycorrhizal fungi communities of Arabica coffee (*Coffea arabica*) in Ethiopia across a management intensity gradient. *Soil Biology and Biochemistry*, 91(1), 133–139. <https://doi.org/10.1016/J.SOILBIO.2015.08.037>

- De Bruyn, F., Zhang, S. J., Pothakos, V., Torres, J., Lambot, C., Moroni, A. V., Callanan, M., Sybesma, W., Weckx, S., & De Vuyst, L. (2016). Exploring the impacts of postharvest processing on the microbiota and metabolite profiles during green coffee bean production. *Applied and Environmental Microbiology*, 83(1), Article e02398-16. <https://doi.org/10.1128/AEM.02398-16>
- de Melo Pereira, G. V., da Silva Vale, A., de Carvalho Neto, D. P., Muynarsk, E. S. M., Soccol, V. T., & Soccol, C. R. (2020). Lactic acid bacteria: what coffee industry should know? *Current Opinion in Food Science*, 31, 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.cofs.2019.07.004>
- de Sousa, L. P., Guerreiro-Filho, O., & Mondego, J. M. C. (2022). The Rhizosphere microbiomes of five species of coffee trees. *Microbiology Spectrum*, 10(2), Article e00444-22. <https://doi.org/10.1128/SPECTRUM.00444-22>
- Diniz Cogo, F., Gontijo Guimarães, P. T., Pouyú Rojas, E., Saggin Júnior, O. J., Siqueira, J. O., & Carbone Carneiro, M. A. (2017). Arbuscular mycorrhiza in *Coffea arabica* L.: Review and meta-analysis. *Coffee Science*, 12(3), 419–443. <https://doi.org/10.25186/CS.V12I3.1227>
- do Céu Silva, M., Guerra-Guimarães, L., Diniz, I., Loureiro, A., Azinheira, H., Pereira, A. P., Tavares, S., Batista, D., & Várzea, V. (2022). An overview of the mechanisms involved in coffee-*Hemileia vastatrix* interactions: plant and pathogen perspectives. *Agronomy*, 12(2), Article 326. <https://doi.org/10.3390/agronomy12020326>
- Duong, B., Marraccini, P., Maeght, J.-L., Vaast, P., Lebrun, M., & Duponnois, R. (2020). Coffee microbiota and its potential use in sustainable crop management. A review. *Frontiers in Sustainable Food Systems*, 4, Article 607935. <https://doi.org/10.3389/fsufs.2020.607935>
- Duong, B., Nguyen, H. X., Phan, H. V., Colella, S., Trinh, P. Q., Hoang, G. T., Nguyen, T. T., Marraccini, P., Lebrun, M., & Duponnois, R. (2021). Identification and characterization of Vietnamese coffee bacterial endophytes displaying in vitro antifungal and nematicidal activities. *Microbiological Research*, 242, Article 126613. <https://doi.org/10.1016/J.MICRES.2020.126613>
- Echeverria-Beirute, F., Murray, S. C., Klein, P., Kerth, C., Miller, R., & Bertrand, B. (2018). Rust and thinning management effect on cup quality and plant performance for two cultivars of *Coffea arabica* L. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 66(21), 5281–5292. <https://doi.org/10.1021/ACS.JAFC.7B03180>
- Elhalis, H., Cox, J., Frank, D., & Zhao, J. (2020). The crucial role of yeasts in the wet fermentation of coffee beans and quality. *International Journal of Food Microbiology*, 333, Article 108796. <https://doi.org/10.1016/J.IJFOODMICRO.2020.108796>
- Escudero-Leyva, E., Granados-Montero, M. del M., Orozco-Ortiz, C., Araya-Valverde, E., Alvarado-Picado, E., Chaves-Fallas, J. M., Aldrich-Wolfe, L., & Chaverri, P. (2023). The endophytobiome of wild Rubiaceae as a source of antagonistic fungi against the American Leaf Spot of coffee (*Mycena citricolor*). *Journal of Applied Microbiology*, 134(5), Article lxad090. <https://doi.org/10.1093/JAMBIO/LXAD090>
- Ferraro, A. C., França, A. C., Machado, C. M. M., Aguiar, F. R., Oliveira, L. L., Braga Neto, A. M., & Oliveira, R. G. (2023). Commercial characteristics of coffee seedlings produced with different sources of phosphorus and plant growth-promoting bacteria. *Brazilian Journal of Biology*, 83, Article e270262. <https://doi.org/10.1590/1519-6984.270262>
- Frąc, M., Hannula, S. E., Belka, M., & Jędryczka, M. (2018). Fungal biodiversity and their role in soil health. *Frontiers in Microbiology*, 9, Article 707. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.00707>

- Fulthorpe, R., Martin, A. R., & Isaac, M. E. (2019). Root Endophytes of Coffee (*Coffea arabica*): Variation Across Climatic Gradients and Relationships with Functional Traits. *Phytobiomes Journal*, 4(1), 27–39. <https://doi.org/10.1094/PBIOMES-04-19-0021-R>
- Genre, A., Lanfranco, L., Perotto, S., & Bonfante, P. (2020). Unique and common traits in mycorrhizal symbioses. *Nature Reviews Microbiology*, 18(11), 649–660. <https://doi.org/10.1038/s41579-020-0402-3>
- González-Osorio, H., Góngora Botero, E. C., Medina Rivera, R. D., & Osorio Vega, N. W. (2020). Screening for phosphate-solubilizing fungi from Colombian andisols cultivated with coffee (*Coffea arabica* L.). *Coffee Science*, 15, Article e151666. <https://doi.org/10.25186/v15i.1666>
- Gouda, S., Kerry, R. G., Das, G., Paramithiotis, S., Shin, H.-S., & Patra, J. K. (2018). Revitalization of plant growth promoting rhizobacteria for sustainable development in agriculture. *Microbiological Research*, 206(1), 131–140. <https://doi.org/10.1016/J.MICRES.2017.08.016>
- Granda-Mora, K. I., Araujo-Abad, S., Collahuazo-Reinoso, Y., López Salas, Y., Jaen Rigaud, X., Robles-Carrión, Á., & Urgiles-Gómez, N. (2021). Caracterización morfológica y fisiológica de microorganismos rizosféricos nativos de sistemas agroforestales de café. *Bosques Latitud Cero*, 10(2), 124–136. <https://revistas.unl.edu.ec/index.php/bosques/article/view/832>
- Hernández-Acosta, E., Banuelos, J., & Trejo-Aguilar, D. (2021). Distribution and effect of mycorrhizal fungi in the coffee agroecosystem: A review. *Revista de Biología Tropical*, 69(2), 445–461. <https://doi.org/10.15517/RBT.V69I2.42256>
- Hernando Posada, R., Sánchez de Prager, M., Heredia-Abarca, G., & Sieverding, E. (2018). Effects of soil physical and chemical parameters, and farm management practices on arbuscular mycorrhizal fungi communities and diversities in coffee plantations in Colombia and Mexico. *Agroforestry Systems*, 92(2), 555–574. <https://doi.org/10.1007/S10457-016-0030-0>
- International Coffee Organization. (2022). *International Coffee Organization. Trade statistics tables. Total production by all exporting countries*. https://www.ico.org/trade_statistics.asp?section=Statistics
- Janse, J. M. (1897). Les endophytes radicaux de quelques plantes javanaises. *Annales du Jardin botanique de Buitenzorg*, 14, 53–201.
- Jezeer, R. E., Santos, M. J., Boot, R. G. A., Junginger, M., & Verweij, P. A. (2018). Effects of shade and input management on economic performance of small-scale Peruvian coffee systems. *Agricultural Systems*, 162, 179–190. <https://doi.org/10.1016/J.AGSY.2018.01.014>
- Jimenez-Salgado, T., Fuentes-Ramirez, L. E., Tapia-Hernandez, A., Mascarua-Esparza, M. A., Martinez-Romero, E., & Caballero-Mellado, J. (1997). *Coffea arabica* L., a new host plant for *Acetobacter diazotrophicus*, and isolation of other nitrogen-fixing Acetobacteria. *Applied and Environmental Microbiology*, 63(9), 3676–3683. <https://doi.org/10.1128/aem.63.9.3676-3683.1997>
- Jurburg, S. D., Shek, K. L., & McGuire, K. (2020). Soil microbial composition varies in response to coffee agroecosystem management. *FEMS Microbiology Ecology*, 96(9), Article fiaa164. <https://doi.org/10.1093/FEMSEC/FIAA164>
- Kejela, T., Thakkar, V. R., & Thakor, P. (2016). *Bacillus* species (BT42) isolated from *Coffea arabica* L. rhizosphere antagonizes *Colletotrichum gloeosporioides* and *Fusarium oxysporum* and also exhibits multiple plant growth promoting activity. *BMC Microbiology*, 16(1), Article 277. <https://doi.org/10.1186/s12866-016-0897-y>

- Krishnan, S., Pruvot-Woehl, S., Davis, A. P., Schilling, T., Moat, J., Solano, W., Al Hakimi, A., & Montagnon, C. (2021). Validating South Sudan as a center of origin for *Coffea arabica*: Implications for conservation and coffee crop improvement. *Frontiers in Sustainable Food Systems*, 5, Article 445. <https://doi.org/10.3389/fsufs.2021.761611>
- Lamelas, A., Desgarennes, D., López-Lima, D., Villain, L., Alonso-Sánchez, A., Artacho, A., Latorre, A., Moya, A., & Carrión, G. (2020). The bacterial microbiome of *Meloidogyne*-based disease complex in coffee and tomato. *Frontiers in Plant Science*, 11, Article 136. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00136>
- Lemanceau, P., Blouin, M., Muller, D., & Moëgne-Loccoz, Y. (2017). Let the core microbiota be functional. *Trends in Plant Science*, 22(7), 583–595. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2017.04.008>
- Louzada Machado, J. L., Tomaz, M. A., Rodrigues da Luz, J. M., Moreira Osório, V., Vidal Costa, A., Colodetti, T. V., Grancieri Debona, D., & Louzada Pereira, L. (2022). Evaluation of genetic divergence of coffee genotypes using the volatile compounds and sensory attributes profile. *Journal of Food Science*, 87(1), 383–395. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/1750-3841.15986>
- Lovera, M., Cuenca, G., Fajardo, L., Cáceres, A., & Guerra-Sierra, B. E. (2022). AMF diversity in coffee and cacao agroforestry systems: Importance for crop productivity and forest conservation. In M. A. Lugo, & M. C. Pagano (Eds.), *Mycorrhizal fungi in South America: Biodiversity, conservation, and sustainable food production* (pp. 107–127). Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-031-12994-0_5
- Machado Martins, P. M., Nara Batista, N., da Cruz Pedrosa Miguel, M. G., Pavesi Simão, J. B., Ribeiro Soares, J., & Freitas Schwan, R. (2020). Coffee growing altitude influences the microbiota, chemical compounds and the quality of fermented coffees. *Food Research International*, 129, Article 108872. <https://doi.org/10.1016/J.FOODRES.2019.108872>
- Mahatmanto, T., Sunarharum, W. B., Putri, F. A., Susanto, C. A., Davian, A. O., & Murdiyatmo, U. (2023). The microbiology of arabica and robusta coffee cherries: a comparative study of indigenous bacteria with presumptive impact on coffee quality. *FEMS Microbiology Letters*, 370, Article fnad024. <https://doi.org/10.1093/femsle/fnad024>
- Martinez, S. J., Pereira Bressani, A. P., Pavasi Simão, J. B., Satler Pylro, V., Ribeiro Dias, D., & Freitas Schwan, R. (2022). Dominant microbial communities and biochemical profile of pulped natural fermented coffees growing in different altitudes. *Food Research International*, 159, Article 111605. <https://doi.org/10.1016/j.foodres.2022.111605>
- Martinez, S. J., Pereira Bressani, A. P., Ribeiro Dias, D., Pavasi Simão, J. B., & Freitas Schwan, R. (2019). Effect of bacterial and yeast Starters on the formation of volatile and organic acid compounds in coffee beans and selection of flavors markers precursors during wet fermentation. *Frontiers in Microbiology*, 10, Article 1287. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.01287>
- Meena, V. S., Meena, S. K., Verma, J. P., Kumar, A., Aeron, A., Mishra, P. K., Bisht, J. K., Pattanayak, A., Naveed, M., & Dotaniya, M. L. (2017). Plant beneficial rhizospheric microorganism (PBRM) strategies to improve nutrients use efficiency: A review. *Ecological Engineering*, 107, 8–32. <https://doi.org/10.1016/J.ECOLENG.2017.06.058>
- Morales-Ramos, V., Escamilla-Prado, E., Ruiz-Carbajal, R. A., Pérez-Sato, J. A., Velázquez-Morales, J. A., & Servín-Juárez, R. (2020). On the soil–bean–cup relationships in *Coffea arabica* L. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 100(15), 5434–5441. <https://doi.org/10.1002/JSFA.10594>
- Moreno Reséndez, A., García Mendoza, V., Reyes Carrillo, J. L., Vásquez Arroyo, J., & Cano Ríos, P. (2018). Rizobacterias promotoras del crecimiento vegetal: una alternativa de biofertilización para la agricultura sustentable. *Revista Colombiana de Biotecnología*, 20(1), 68–83. <https://doi.org/10.15446/REV.COLOMB.BIOTE.V20N1.73707>

- Mukharib, D., Rudragouda, Babou, C., Govindappa, M., Ramya, Gokavi, N., Mote, K., Manjunath, A., & Raghuramulu, Y. (2018). Establishment of Coffee Seedlings as Influenced by Planting Pit Size and Rock Phosphate along with Plant Growth Promoting Rhizobacteria Inoculations. *International Journal of Plant & Soil Science*, 21(3), 1–5. <https://doi.org/10.9734/ijpss/2018/38955>
- Nguyen, D. N., Wang, S.-L., Nguyen, A. D., Doan, M. D., Tran, D. M., Nguyen, T. H., Ngo, V. A., Doan, C. T., Tran, T. N., Do, V. C., & Nguyen, V. B. (2021). Potential application of rhizobacteria isolated from the central highland of Vietnam as an effective biocontrol agent of robusta coffee nematodes and as a bio-fertilizer. *Agronomy*, 11(9), Article 1887. <https://doi.org/10.3390/agronomy11091887>
- Nwachukwu, B. C., & Babalola, O. O. (2022). Metagenomics: A tool for exploring key microbiome with the potentials for improving sustainable agriculture. *Frontiers in Sustainable Food Systems*, 6, Article 886987. <https://doi.org/10.3389/fsufs.2022.886987>
- Peñuela-Martínez, A. E., Velasquez-Emiliani, A. V., & Angel, C. A. (2023). Microbial diversity using a metataxonomic approach, associated with coffee fermentation processes in the department of Quindío, Colombia. *Fermentation*, 9(4), Article 343. <https://doi.org/10.3390/fermentation9040343>
- Pereira Bressani, A. P., Martinez, S. J., Inácio Sarmiento, A. B., Meira Borém, F., & Freitas Schwan, R. (2020). Organic acids produced during fermentation and sensory perception in specialty coffee using yeast starter culture. *Food Research International*, 128, Article 108773. <https://doi.org/10.1016/j.foodres.2019.108773>
- Pimenta, C. J., Lima Angélico, C., & Chalfoun, S. M. (2018). Challenges in coffee quality: Cultural, chemical and microbiological aspects. *Ciência e Agrotecnologia*, 42(4), 337–349. <https://doi.org/10.1590/1413-70542018424000118>
- Prates Júnior, P., Coutinho Moreira, B., Soares da Silva, M. de C., Reis Veloso, T. G., Stürmer, S. L., Alves Fernandes, R. B., de Sá Mendonça, E., & Megumi Kasuya, M. C. (2019). Agroecological coffee management increases arbuscular mycorrhizal fungi diversity. *PloS One*, 14(1), Article e0209093. <https://doi.org/10.1371/JOURNAL.PONE.0209093>
- Prates Júnior, P., Reis Veloso, T. G., Soares da Silva, M. de C., Rodrigues da Luz, J. M., Oliveira, S. F., & Megumi Kasuya, M. C. (2021). Soil microorganisms and quality of the coffee beverage. In L. Louzada Pereira, & T. Rizzo Moreira (Eds.), *Quality determinants in coffee production. food engineering series* (pp. 101–147). Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-030-54437-9_3
- Rai, P. K., Singh, M., Anand, K., Saurabh, S., Kaur, T., Kour, D., Yadav, A. N., & Kumar, M. (2020). Chapter 4 - Role and potential applications of plant growth-promoting rhizobacteria for sustainable agriculture. In A. A. Rastegari, A. N. Yadav, & N. Yadav (Eds.), *New and future developments in microbial biotechnology and bioengineering* (pp. 49–60). Elsevier. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/B978-0-12-820526-6.00004-X>
- Ramos-Cabrera, E. V., Delgado-Espinosa, Z. Y., Murillo-Muñoz, R. A., Muños-Días, V. E., & Hoyos-García, J. (2021). Evaluación de bacterias endofíticas solubilizadores de fósforo en café, una alternativa sostenible. *Biotechnología En El Sector Agropecuario y Agroindustrial*, 19(2), 94–107.
- Ranjini, A. P., & Naika, R. (2019). Efficacy of biocontrol agents on *Myrothecium roridum*, the stem necrosis and leaf spot pathogen of coffee seedlings. *Journal of Biopesticides*, 12(1), 109–113.
- Reis Evangelista, S., da Cruz Pedroso Miguel, M. G., Ferreira Silva, C., Marques Pinheiro, A. C., & Freitas Schwan, R. (2015). Microbiological diversity associated with the spontaneous wet method of coffee fermentation. *International Journal of Food Microbiology*, 210, 102–112. <https://doi.org/10.1016/J.IJFOODMICRO.2015.06.008>

- Reis Veloso, T. G., Soares da Silva, M. de C., Soares Cardoso, W., Carvalho Guarçoni, R., Megumi Kasuya, M. C., & Louzada Pereira, L. (2020). Effects of environmental factors on microbiota of fruits and soil of *Coffea arabica* in Brazil. *Scientific Reports*, 10(1), Article 14692. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-71309-y>
- Sagar, A., Rathore, P., Ramteke, P. W., Ramakrishna, W., Reddy, M. S., & Pecoraro, L. (2021). Plant growth promoting rhizobacteria, arbuscular mycorrhizal fungi and their synergistic interactions to counteract the negative effects of saline soil on agriculture: key macromolecules and mechanisms. *Microorganisms*, 9(7), Article 1491. <https://doi.org/10.3390/MICROORGANISMS9071491>
- Sahu, N., Vasu, D., Sahu, A., Lal, N., & Singh, S. K. (2017). Strength of microbes in nutrient cycling: A key to soil health. In V. S. Meena, P. K. Mishra, J. K. Bisht, & A. Pattanayak (Eds.), *Agriculturally important microbes for sustainable agriculture. Volume I: Plant-soil-microbe nexus* (pp. 69–86). Springer, Singapore. https://doi.org/10.1007/978-981-10-5589-8_4
- Sahu, P. K., Singh, D. P., Prabha, R., Meena, K. K., & Abhilash, P. C. (2019). Connecting microbial capabilities with the soil and plant health: Options for agricultural sustainability. *Ecological Indicators*, 105, 601–612. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.05.084>
- Shaw, S., Le Cocq, K., Paszkiewicz, K., Moore, K., Winsbury, R., de Torres Zabala, M., Studholme, D. J., Salmon, D., Thornton, C. R., & Grant, M. R. (2016). Transcriptional reprogramming underpins enhanced plant growth promotion by the biocontrol fungus *Trichoderma hamatum* GD12 during antagonistic interactions with *Sclerotinia sclerotiorum* in soil. *Molecular Plant Pathology*, 17(9), 1425–1441. <https://doi.org/10.1111/MPP.12429>
- Siqueira, J. O., Saggin-Júnior, O. J., Flores-Aylas, W. W., & Guimarães, P. T. G. (1998). Arbuscular mycorrhizal inoculation and superphosphate application influence plant development and yield of coffee in Brazil. *Mycorrhiza*, 7, 293–300. <https://doi.org/10.1007/s005720050195>
- Soares da Silva, M. de C., Reis Veloso, T. G., Lorenzoni Entringer, T., Borchardt Bullergahn, V., Márcia Anastácio, L., Louzada Pereira, L., & Megumi Kasuya, M. C. (2020). Diversity of nitrogen-fixing bacteria in coffee crops (*Coffea arabica* L.). *Revista Ifes Ciência*, 6(3), 12–21. <https://doi.org/10.36524/RIC.V6I3.852>
- Solis Pino, A. F., Delgado Espinosa, Z. Y., & Ramos Cabrera, E. V. (2023). Characterization of the rhizosphere bacterial microbiome and coffee bean fermentation in the Castillo-Tambo and bourbon varieties in the Popayán-Colombia Plateau. *BMC Plant Biology*, 23(1), Article 217. <https://doi.org/10.1186/s12870-023-04182-2>
- Soumare, A., Diedhiou, A. G., Thuita, M., Hafidi, M., Ouhdouch, Y., Gopalakrishnan, S., & Kouisni, L. (2020). Exploiting biological nitrogen fixation: A route towards a sustainable agriculture. *Plants*, 9(8), Article 1011. <https://doi.org/10.3390/plants9081011>
- Spatafora, J. W., Chang, Y., Benny, G. L., Lazarus, K., Smith, M. E., Berbee, M. L., Bonito, G., Corradi, N., Grigoriev, I., Gryganskyi, A., James, T. Y., O'Donnell, K., Roberson, R. W., Taylor, T. N., Uehling, J., Vilgalys, R., White, M. M., & Stajich, J. E. (2016). A phylum-level phylogenetic classification of zygomycete fungi based on genome-scale data. *Mycologia*, 108(5), 1028–1046. <https://doi.org/10.3852/16-042>
- Srigandha, D. D., Venkatesha, J., Shetty, G. R., Biradar, I. B., Manjunath, G., & Kulkarni, S. (2017). Study of suitability of containers and rooting media for growth and rooting of coffee seedlings (*Coffea arabica* cv. *chandragiri*). *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences*, 6(10), 527–530. <https://doi.org/10.20546/ijcmas.2017.610.064>

- Sternhagen, E. C., Black, K. L., Hartmann, E. D. L., Gaya Shivega, W., Johnson, P. G., McGlynn, R. D., Schmaltz, L. C., Asheim Keller, R. J., Vink, S. N., & Aldrich-Wolfe, L. (2020). Contrasting patterns of functional diversity in coffee root fungal communities associated with organic and conventionally managed fields. *Applied and Environmental Microbiology*, 86(11), Article e00052-20. <https://doi.org/10.1128/AEM.00052-20>
- Tahat, M. M., Alananbeh, K. M., Othman, Y. A., & Leskovar, D. I. (2020). Soil health and sustainable agriculture. *Sustainability*, 12(12), Article 4859. <https://doi.org/10.3390/SU12124859>
- Tolessa, K., D'heer, J., Duchateau, L., & Boeckx, P. (2017). Influence of growing altitude, shade and harvest period on quality and biochemical composition of Ethiopian specialty coffee. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 97(9), 2849–2857. <https://doi.org/10.1002/JSFA.8114>
- Toniutti, L., Breitler, J.-C., Etienne, H., Campa, C., Doubeau, S., Urban, L., Lambot, C., Pinilla, J.-C. H., & Bertrand, B. (2017). Influence of environmental conditions and genetic background of arabica coffee (*C. arabica* L) on leaf rust (*Hemileia vastatrix*) pathogenesis. *Frontiers in Plant Science*, 8, Article 2025. <https://doi.org/10.3389/FPLS.2017.02025>
- Torrez, V., Benavides-Frias, C., Jacobi, J., & Ifejika Speranza, C. (2023). Ecological quality as a coffee quality enhancer. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 43(1), Article 19. <https://doi.org/10.1007/s13593-023-00874-z>
- Ulhano Braga, A., Miranda, M. A., Aoyama, H., & Schmidt, F. L. (2023). Study on coffee quality improvement by self-induced anaerobic fermentation: Microbial diversity and enzymatic activity. *Food Research International*, 165, Article 112528. <https://doi.org/10.1016/j.foodres.2023.112528>
- Urgiles-Gómez, N., Avila-Salem, M. E., Loján, P., Encalada, M., Hurtado, L., Araujo, S., Collahuazo, Y., Guachanamá, J., Poma, N., Granda, K., Robles, A., Senés, C., & Cornejo, P. (2021). Plant growth-promoting microorganisms in coffee production: from isolation to field application. *Agronomy*, 11(8), Article 1531. <https://doi.org/10.3390/AGRONOMY11081531>
- Vejan, P., Abdullah, R., Khadiran, T., Ismail, S., & Nasrulhaq Boyce, A. (2016). Role of plant growth promoting rhizobacteria in agricultural sustainability-a review. *Molecules*, 21(5), Article 573. <https://doi.org/10.3390/MOLECULES21050573>
- Vives-Peris, V., de Ollas, C., Gómez-Cadenas, A., & Pérez-Clemente, R. M. (2019). Root exudates: from plant to rhizosphere and beyond. *Plant Cell Reports*, 39(1), 3–17. <https://doi.org/10.1007/S00299-019-02447-5>
- Zhang, S. J., De Bruyn, F., Pothakos, V., Contreras, G. F., Cai, Z., Moccand, C., Weckx, S., & De Vuyst, L. (2019). Influence of various processing parameters on the microbial community dynamics, metabolomic profiles, and cup quality during wet coffee processing. *Frontiers in Microbiology*, 10, Article 2621. <https://doi.org/10.3389/FMICB.2019.02621>