



Review [Revisión]

ANÁLISIS DE ESTUDIOS DE *Trichoderma* spp. COMO AGENTE DE CONTROL DE FITOPATÓGENOS DEL SUELO †[ANALYSIS OF STUDIES OF *Trichoderma* spp. AS A CONTROL AGENT FOR SOIL PHYTOPATHOGENS]

Georgina Sánchez-Rivera¹, Hilda Elizabeth Flores-Moctezuma², Federico Castrejón-Ayala², Mónica Gutiérrez-Rojas¹, Daniel Ruiz-Juárez^{1*}

¹Universidad Autónoma Metropolitana. Calzada del Hueso 1100, Colonia Villa Quietud, Alcaldía Coyoacán, Ciudad de México, México. Email: interaccionesipi@gmail.com, mgutierrez@correo.xoc.uam.mx, druijz@correo.xoc.uam.mx *

²Instituto Politécnico Nacional. Centro de Desarrollo de Productos Bióticos. Carretera Yautepec, Jojutla s/n Km. 85 Calle ceprobi No. 8, Colonia San Isidro, Municipio de Yautepec, Morelos, México. Email: emoctezu@gmail.com, fcastrej@gmail.com

*Corresponding autor

SUMMARY

Background: The biological model based on antagonistic microorganisms reduces risks of contamination to the soil, biota, flora, and ensures food quality and safety. **Objective:** To analyze and describe scientific reports of antagonistic action of *Trichoderma* sp., to inhibit the development of microorganisms that live in soil and cause diseases in plants of agricultural interest. **Methodology:** 76 scientific documents on *Trichoderma* sp. antagonism against soil phytopathogenic fungi were compiled and analyzed. **Results:** According to the literature review, in the laboratory (75 %) and field (25 %), biological and technological systems take advantage of the use of native strains of *Trichoderma* sp., to reduce populations of phytopathogens and intensified production. *Trichoderma* sp. expressed antagonism against phytopathogenic fungi. The antagonistic properties that predominated in the *Trichoderma* genus have inhibition effects, due to competition for space and nutrients; antibiosis due to the production of antibiotic-lytic enzymes and mycoparasitism, where the phytopathogen is invaded in its mycelial reproduction phase by species of *Trichoderma* sp., however they depend on the favorable environment in the rhizosphere (25 °C), relative humidity (80 %), pH (5.5), structure and good soil health. **Implications:** The physiology of *Trichoderma* sp. parasitism during the plant-pathogen interaction, in phytopathogenic species, results from recognition, adhesion-coiling, lytic activity, intracellular absorption, morphological changes of the phytopathogen cell, loss of cytoplasm and finally disintegration of host hyphae. **Conclusions:** 100% of the findings analyzed referred to the interaction of *Trichoderma* species on agricultural crops. 75% of the reports on *Trichoderma* sp. corresponded to *in vitro* studies and 25% to *in vivo* biological systems. Scientific reports of antagonistic action of *Trichoderma* sp. were based on studies of inhibition, competition and antibiosis, to disable the development of microorganisms that inhabit the soil and cause diseases in plants of agricultural interest.

Key words: antibiosis; lytic activity; mycoparasitism; antagonistic potential.

RESUMEN

Antecedentes: El modelo biológico a base de microorganismos antagonistas disminuyen riesgos de contaminación al suelo, biota, flora, aseguran calidad e inocuidad de alimentos. **Objetivo:** Analizar y describir reportes científicos de acción antagonista de *Trichoderma* sp., para inhibir el desarrollo de microorganismos que habitan en suelo y causan enfermedades en plantas de interés agrícola. **Metodología:** Se recopilieron y analizaron 76 documentos científicos sobre el antagonismo de *Trichoderma* sp. contra hongos fitopatógenos del suelo. **Resultados:** De acuerdo con la revisión de literatura, en laboratorio (75 %) y campo (25 %), los sistemas biológicos y tecnológicos aprovechan el uso de cepas nativas de *Trichoderma* sp., para reducir poblaciones de fitopatógenos e intensificaron la producción. *Trichoderma* sp. expresó antagonismo en contra de hongos fitopatógenos. Las propiedades antagonicas que predominaron en el género *Trichoderma* tienen efectos de inhibición, por competencia de espacio y nutrientes; antibiosis por producción de enzimas antibióticas-líticas y micoparasitismo, donde el fitopatógeno se

† Submitted October 10, 2024 – Accepted March 3, 2025. <http://doi.org/10.56369/tsaes.5914>



Copyright © the authors. Work licensed under a CC-BY 4.0 License. <https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>

ISSN: 1870-0462.

ORCID = G. Sánchez-Rivera: <http://orcid.org/0000-0002-3592-8744>; H.E. Flores-Moctezuma: <http://orcid.org/0000-0003-3794-6564>; F. Castrejón-Ayala: <http://orcid.org/0000-0003-2986-5668>; M. Gutiérrez-Rojas: <http://orcid.org/0000-0001-5067-0617>; D. Ruiz-Juárez: <http://orcid.org/0000-0002-8867-4565>

ve invadido en su fase de reproducción micelial por especies de *Trichoderma* sp., sin embargo dependen del ambiente favorable en la rizosfera (25 °C), humedad relativa (80 %), pH (5.5), estructura y buena salud del suelo.

Implicaciones: La fisiología del parasitismo de *Trichoderma* sp. durante la interacción-planta-patógeno, en especies fitopatógenas resultan del reconocimiento, adhesión-enrollamiento, actividad lítica, absorción intracelular, cambios morfológicos de la célula del fitopatógeno, pérdida del citoplasma y finalmente desintegración de hifas del hospedante. **Conclusiones:** El 100 % de los hallazgos analizados hicieron referencia a la interacción de especies de *Trichoderma* sobre cultivos agrícolas. El 75 % de los reportes de *Trichoderma* sp. correspondió a estudios *in vitro* y 25 % a sistemas biológicos *in vivo*. Los reportes científicos de acción antagonista de *Trichoderma* sp. se basaron en estudios de inhibición, competencia y antibiosis, para inhabilitar el desarrollo de microorganismos que habitan en el suelo y causan enfermedades en plantas de interés agrícola.

Palabras clave: antibiosis; actividad lítica; micoparasitismo; potencial antagonista.

INTRODUCCIÓN

Los Oomicetes y hongos fitopatógenos causan daño en los cultivos de interés agrícola, principalmente, los habitantes del suelo, como *Fusarium* sp., *Rhizoctonia* sp., *Verticillium* sp., *Pythium* sp. y *Phytophthora* sp., quienes obstruyen los haces vasculares y ocasionan efectos devastadores, afectando en la calidad, rendimiento, sanidad e inocuidad del producto o subproducto vegetal (Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura, [FAO], 2023). Las pérdidas económicas se ven reflejadas durante el manejo fitosanitario, en donde los productores buscan mitigar el riesgo epidemiológico a través del uso indiscriminado de fungicidas a base de moléculas sintéticas (FAO 2018). Además, los productos industrializados son costosos, también existe el riesgo durante la cadena de producción primaria, si las moléculas químicas logran fijarse al producto, y propicie contaminación cruzada en la agricultura, y el riesgo inminente a la seguridad alimentaria, asimismo, la contaminación puede afectar la salud del usuario y la del consumidor final (FAO 2023).

En el intento por disminuir fitopatógenos se intensifica con la aplicación de moléculas, y a partir de sobredosis existe el riesgo de alterar la salud del suelo, por bioacumulación de partículas sintéticas, así mismo altera la conducta de la microbiota benéfica que convive con la rizosfera (García-Gutiérrez y Rodríguez-Meza, 2012). Incluso en el tiempo, los excedentes promueven resistencia en los organismos fitopatógenos (Vinale *et al.*, 2014), lo que propicia que los productores dependan de productos, que más que subsanar la problemática contaminan la capa arable del suelo y el arrastre de moléculas por escurrimientos vulneran la flora, fauna doméstica y silvestre. Además, el intensificar el uso de plaguicidas sintéticos depositados en el suelo, con regularidad, los desechos culminan en mantos acuíferos (Lamichhane *et al.*, 2017).

Para contrarrestar el uso determinado de plaguicidas a base de sustancias químicas sintéticas existen alternativas de control legal, cultural, genético, físico y biológico que se aplican para inhibir el desarrollo de microorganismos que habitan en el suelo y que causan enfermedades en las plantas de interés agrícola (FAO 2023). Bajo el marco de la sanidad

vegetal nacional e internacional, el control biológico basado en la implementación de sistemas biológicos y tecnológicos aprovecha el uso de enemigos nativos de los agentes causantes de enfermedades, con el propósito de reducir la población de plagas e intensificar la agricultura y sin afectar la sanidad, calidad e inocuidad de los productos agrícolas (Zelaya-Molina *et al.*, 2022; International Atomic Energy Agency, [IAEA], 2023). El modelo biológico a base de microorganismos antagonistas como bacterias, hongos, nemátodos y levaduras son alternativas de control oportuno y amigable con el ambiente, al disminuir riesgos de contaminación a la salud del suelo, ambiente, biota, flora, fauna y humana (Lahlali *et al.*, 2022), además de contribuir al aseguramiento de la calidad e inocuidad de los alimentos.

Trichoderma sp. es un modelo biológico que a través del tiempo ha mostrado tener cualidades genéticas con principios de antagonismo en contra de hongos fitopatógenos, en donde algunas especies de *Trichoderma* sp. se benefician y otras especies fitopatógenas se ven afectadas en su desarrollo biológico (Brito *et al.*, 2014). La capacidad antagonista de *Trichoderma* sp. se ha estudiado por varias décadas, es un microorganismo saprófito con alta capacidad de reproducirse en suelos con alto contenido de materia orgánica, diversas especies de este género han mostrado porcentajes de efectividad biológica en contra de hongos fitopatógenos presentes en el suelo causantes de enfermedades en las plantas de interés agrícola (Abo *et al.*, 2014).

Las propiedades antagonistas que predominan en el género *Trichoderma* en contra de fitopatógenos han sido motivo de diversos estudios, en los que se han comprobado efectos de inhibición, por competencia de espacio y nutrientes; antibiosis por la producción de enzimas antibióticas-líticas y micoparasitismo, en donde el fitopatógeno se ve invadido en su fase de reproducción micelial por especies de *Trichoderma* (Morath *et al.*, 2012). Estas propiedades son una alternativa viable al uso y empleo de moléculas de fungicidas sintéticos (Verma, 2019). Con base en la preeminencia biológica que caracteriza a *Trichoderma*. El objetivo de esta revisión fue analizar y describir reportes científicos de acción antagonista de *Trichoderma* sp. para control de fitopatógenos, que se aplican para inhibir el desarrollo de microorganismos que habitan en el

suelo y que causan enfermedades en plantas de interés agrícola.

METODOLOGÍA

La consulta de reportes científicos de acción antagonista de *Trichoderma* sp. se realizó de 2022 a 2023. Los hallazgos de publicaciones científicas fueron a partir de bases de datos de Elsevier-Scopus, Journal Citation Reports, Scimago Journal & Country Rank, Wiley Online Library, PubMed, Web of Science, Science Direct y Annual Reviews in Control. Los datos se obtuvieron, principalmente de 2014 a 2024. La obtención de datos se llevó a cabo en idioma inglés, español, francés, italiano y portugués a partir de la consulta y combinación de palabras clave de *Trichoderma* sp. + antagonismo, *Trichoderma* sp. + antagonismo + fitopatógenos, *Trichoderma* sp. + antagonismo + hongos de suelo, *Trichoderma* sp. + antagonismo + *in vitro* + *in vivo*, *Trichoderma* sp. + Competencia + Antibiosis + Micoparasitismo + Inhibición. El análisis y descripción de los hallazgos se basó en 76 documentos científicos de antagonismo de *Trichoderma* spp. en contra de hongos fitopatógenos del suelo.

Los artículos científicos que se consideraron en esta revisión fueron aquellos que incluían diferentes temas de *Trichoderma* spp., antagonismo de *Trichoderma* spp. en hongos fitopatógenos y metabolitos secundarios específicos por especie de *Trichoderma*, para el control de fitopatógenos en cultivos agrícolas. La información recopilada de *Trichoderma* sp. se clasificó en nueve temas: Antecedentes, Aspectos generales, Identificación morfológica, Antagonista de hongos fitopatógenos, Competencia por espacio y nutrientes, Micoparasitismo, Antibiosis, Metabolitos secundarios con actividad antifúngica y la Importancia de *Trichoderma* sp. en la agricultura.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Antecedentes y taxonomía de *Trichoderma* sp.

El género *Trichoderma* se conoce desde hace 230 años, fue identificado y descrito por Christian Hendrik Persoon en 1794. En 1928 fue aislado por primera vez por Thakur y Norris en Madrás, India. En 1932, Weindling descubrió que *Trichoderma* sp. presentaba micoparasitismo sobre *Rhizoctonia solani* (Weindling, 1932; Weindling, 1934). En 1969, Rifai realizó la primera agrupación de nueve especies de *Trichoderma* con capacidad antagonista y micoparasitismo en interacción con aislados de hongos fitopatógenos *T. piluliferum* (Webster and Rifai), *T. polysporum* (Link ex Pers Rifai), *T. hamatum* (Bon Bain), *T. koningii* (Rifai), *T. aureoviridae* (Rifai), *T. harzianum* (Rifai), *T. longibrachiatum* (Rifai), *T. pseudokoningii* (Rifai) y *T. viride* (Pers ex S. F. Gray) (Rifai, 1969; Martínez et al., 2013). Actualmente a nivel genético y

morfológico se han identificado más de 300 especies de *Trichoderma* con características antagonistas (Bissett et al., 2015). Taxonómicamente pertenece al Phylum Ascomycota, Clase Ascomycetes, Orden Hypocreales, Familia Hypocreaceae, Género *Trichoderma* (Howell, 2003; Jaklitsch et al., 2006) el estado telemorfo de *Trichoderma* corresponde a *Hypocrea* spp. (García et al., 2006).

Aspectos generales del género *Trichoderma* sp.

Trichoderma (*Telemorph: Hypocrea*) se encuentra distribuido ampliamente en todos los ecosistemas (Harman & Kubicek, 1998). Se consideran hongos saprófitos que habitan en la madera y se alimentan de materia orgánica, se encuentran especialmente en bosques con abundante hojarasca. Su propagación tiende a incrementarse en suelos con alto contenido de materia orgánica o desechos vegetales en descomposición. Las especies pueden desarrollarse en suelos para uso agrícola y forestal, sin embargo, prefieren el clima húmedo (Ghazanfar et al., 2018). Bajo estas condiciones producen enzimas capaces de degradar diferentes sustratos, son productoras de metabolitos, con propiedades tóxicas o antibióticas, además, la producción de sustancias antifúngicas y antibacterianas es una característica importante que le permite sobrevivir y colonizar el suelo (Ghazanfar et al., 2018). La principal característica de las especies de *Trichoderma* es la cualidad de ser hongos endófitos, mismos, que viven como simbioses de plantas (Samaniego et al., 2018).

La distribución de las especies de *Trichoderma* se han encontrado en áreas frías, y en ambientes cálidos, sin embargo, de 20 a 30 °C el desarrollo es favorable, no obstante, proliferan entre 28 y 42 °C (Singh y Jain, 2011). Por ejemplo, *T. polysporum* y *T. viride* se han encontrado en regiones frías, mientras que *T. harzianum* en regiones cálidas. Se ha observado que *Trichoderma* sp. tiene la capacidad de crecer en un medio con pH de 4,5 a 8,5 (Samuels y Hebbbar, 2015; Boat et al., 2018). *Trichoderma* no tolera los ambientes secos, es por ello, que no se ha encontrado proliferación de especies en bosques con características ambientales secos o semisecos (Harman y Kubicek, 1998).

In-vitro puede crecer y multiplicarse fácilmente en medios generales y específicos como Malta Agar (MA), Papa Dextrosa Agar (PDA), Synthetic low-Nutrient Agar (SNA) y Corn Meal Agar (CMA), Papa Dextrosa Agar modificado (PDAm), *Trichoderma* medio E (TME), Medio selectivo *Trichoderma* (TSM y TSMC) (Samuels y Hebbbar, 2015), en donde la proliferación de conidios/espores de coloración verde es abundante y se encuentran agregadas a filídes de los cuerpos fructíferos, además tienden a formar clamidosporas como estructuras de resistencia con pared celular gruesa (Chaverri et al., 2003). En concentraciones de 10 y 20 % de CO₂, no se inhibe el desarrollo de las estructuras de los aislamientos de *Trichoderma* sp.,

las especies son foto sensitivas, esporulan fácilmente alternando periodos de luz y de oscuridad, la mayor actividad foto inductora ocurre a los 380 y 440 nm, sin embargo, la esporulación no ocurre debajo de los 250 y arriba de los 1100 nm (Singh y Jain, 2011).

Identificación morfológica de especies de *Trichoderma* sp.

En el mundo las especies del género *Trichoderma* forman parte de una gran diversidad genética, en general son un grupo de hongos filamentosos que pertenecen al Reino: Fungi, División: Mycota, Subdivisión: Eumycota, phylum: Ascomycota, clado: Saccharomyceta, subphylum: Pezizomycotina, Clado: leotiomyceta, Clado: Sordariomyceta, Clase: Sordariomycetes, Subclase: Hypocreomycetidae, Orden: Hypocreales, Familia: Hypocreaceae, Género: *Trichoderma* spp. (González-León et al., 2022). La tipificación de *Trichoderma* spp. puede ser por descripción morfológica, con el uso de claves taxonómicas especializadas (Alexopoulos y Mims, 1979), plantas diferenciales (Ainsworth y Bisby's, 2009) y uso de técnicas a nivel molecular, basadas en el estudio de los ácidos nucleicos a través de la secuenciación, utilizando cebadores ITS1 (5' TCC GTA GGT GAA CCT GCG G 3') ADNr. También a través de regiones ITS1 e ITS2 separadas por el gen 5.8S del rRNA ribosomal (Schoch et al., 2020).

A nivel morfológico, el color verde de la colonia es característico, sin embargo, pueden ser amarillas o blancas, asimismo, la velocidad de crecimiento y desarrollo de conidios, fiálides, longitud, ramificación de conidióforos y formación de clamidosporas intercalares y en ocasiones terminales (Figura 1a) (Samuels y Hebbbar, 2015).

Las especies del género *Trichoderma* sp. producen micelio con septos simples en su estado vegetativo,

hifas ramificadas de 5 a 10 μm de ancho. Las especies son haploides, sus paredes están compuestas por quitina y glucano. Sus conidióforos son ramificados, hialinos, las fiálides se presentan simples o en grupos (Figura 1b y c). Su reproducción asexual es por conidios, quienes miden 3 a 5 μm de diámetro, ovalados, unicelular, de color verde, mismos, que germinan y desarrollan en medios sintéticos, y en sustratos naturales produce clamidosporas unicelulares (Figura 1b y c) (Martínez et al., 2013).

Trichoderma como antagonista de hongos fitopatógenos

El antagonismo se define como todo aquel organismo que se opone de alguna manera a la acción, presencia o supervivencia de otro organismo (Infante et al., 2009). El antagonismo directo resulta del contacto físico y/o alto grado de selectividad por el agente de biocontrol con el patógeno (Junaíd et al., 2013). El género *Trichoderma* es antagonista de fitopatógenos que se encuentran principalmente en el suelo, como *F. oxysporum* f. sp. *cubense*, *F. roseum* Link, *Botritis cinerea* Pers, *R. solani* Kühn, *Sclerotium rolfsii* Sac, *Sclerotinia* spp., *Pythium* spp., *Phytophthora* spp., y *Alternaria* spp. (Pincay et al., 2021; Romero-Rosales et al., 2021; Iqbal et al., 2022).

Durante la interacción con otros microorganismos *Trichoderma* manifiesta mecanismos de acción que comprenden competencia por el sustrato (espacio y nutrientes), micoparasitismo, y antibiosis (Figura 2a, 2b y 2c), además tiene la capacidad de activar resistencia inducida y promoción de crecimiento en plantas hospedadas (Samaniego-Fernández et al., 2018).

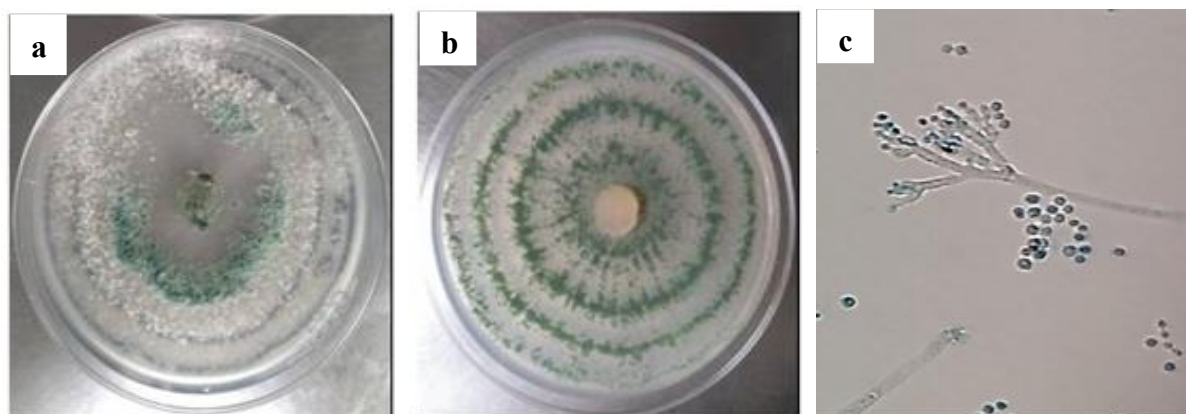


Figura 1. *Trichoderma* sp. en Papa Dextrosa Agar. **a).**- Cultivo monospórico con crecimiento radial, **b).**- Crecimiento radial de colonia pura, con cuerpos fructíferos, conidióforos hialinos, con conidios verdes y **c).**- Fiálides, formando racimos terminales hialinos o verde amarillento, ramificados, conidióforos con conidios unicelulares ovales de color verde de 3 a 5 μm de diámetro (Fuente propia: Fotografías de la línea de investigación Sanidad Vegetal, Calidad e Inocuidad Agroalimentaria de la Universidad Autónoma Metropolitana-Unidad Xochimilco/CEPROBI-IPN).

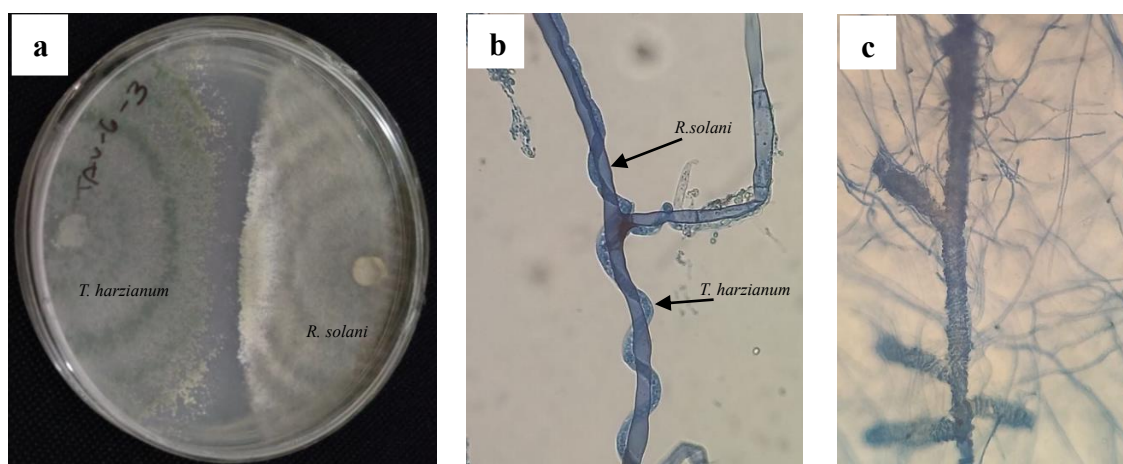


Figura 2. Antagonismo de *Trichoderma harzianum* en interacción con *Rhizoctonia solani*. **a).**-Competencia por espacio y nutrientes, **b).**- Micoparasitismo y **c).**- Antibiosis (Fuente propia: Fotografías de la línea de investigación Sanidad Vegetal, Calidad e Inocuidad Agroalimentaria de la Universidad Autónoma Metropolitana-Unidad Xochimilco/CEPROBI-IPN).

Los mecanismos de acción de *Trichoderma* como antagonista de fitopatógenos ha sido ampliamente probada y se ha observado que cada cepa presenta genes de patogenicidad específicos, de este modo, una cepa puede resultar más efectiva para el control de un fitopatógeno y ser menos agresiva para controlar a otra especie fitopatógena (Martínez *et al.*, 2008; Martínez-Martínez *et al.*, 2020), la especificidad de las especies debe evaluarse entre cepas y su potencial en el control de cada fitopatógeno (Martínez *et al.*, 2013).

Genes específicos de patogenicidad

Trichoderma es un hongo antagonista, con mecanismos de acción sobre organismos fúngicos y algunas especies bacterianas (Sánchez-García *et al.*, 2017) presenta genes de patogenicidad, que se expresan como competencia directa por espacio y nutrientes, producción de metabolitos o antibióticos y parasitismo directo en las estructuras de los hongos, también denominado micoparasitismo, en resumen limita el crecimiento y desarrollo del fitopatógeno, en consecuencia retarda el avance de la enfermedad sobre el hospedero. De acuerdo con la teoría de Flor, durante la evolución, el hospedero y el parásito desarrollan sistemas genéticos complementarios, de modo que: para cada gen que condiciona la enfermedad en el hospedero existe un gen específico en el patógeno que condiciona la patogenicidad. En este caso la teoría también señala que por cada gen de virulencia de *Trichoderma* spp. existe un gen de susceptibilidad de parte del hongo fitopatógeno, o bien, por cada gen de avirulencia de *Trichoderma* spp. existe un gen de resistencia por parte del fitopatógeno (Dodds, 2023). En este sentido, los metabolitos, como quitinasas, glucanasas y proteínas que produce *Trichoderma* spp. inhiben el crecimiento de los fitopatógenos, así mismo, los genes que caracterizan la patogenicidad del antagonista, también expresan hiperparasitismo, al invadir las colonias de los microorganismos

fitopatógenos. Es decir, la especificidad de virulencia (un locus 'inhibidor' dominante) define el nivel de control biológico de las especies de *Trichoderma* sobre la presencia de hongos patógenos de las plantas a nivel radicular. En este contexto y, bajo la dinámica de gen por gen, las perspectivas de diseñar una resistencia duradera también recaen en la expresión de las islas de patogenicidad (en este modelo biológico, los elementos genéticos distinguen a los cromosomas de patógenos bacterianos), o bien la expresión de grandes islas genómicas móviles confinadas a aislamientos patógenos, que típicamente codifican genes asociados con la colonización del hospedero, que, en este caso, los genes que *Trichoderma* spp. expresa sobre fitopatógenos susceptibles (Hallstrom y McCormick, 2015).

Competencia por espacio y nutrientes

El término competencia puede definirse como un comportamiento desigual entre dos organismos ante un mismo requerimiento siempre y cuando la utilización de uno de ellos reduzca la cantidad necesaria para el otro. La competencia por nutrientes que ejerce *Trichoderma* spp., principalmente es por carbohidratos (almidón, celulosa, quitina, laminarina, pectina) y microelementos como el nitrógeno y hierro (Stefanova *et al.*, 1999). Las cualidades que favorecen la competencia por espacio de *Trichoderma* spp. son su velocidad de crecimiento-desarrollo morfológico y la secreción de metabolitos volátiles fungistáticos como la 6-pentyl-alfa pirona que tiene aroma a coco, además de enzimas líticas como la carboximetil celulosa, quitinasa y la b1,3 gluconasa que degradan pared celular de las hifas de hongos filamentosos (Infante *et al.*, 2009). Durante la actividad de competencia en confrontación desarrollados en medio de cultivo o desarrollo radicular, *Trichoderma* spp. produce y libera sustancias, que propicia crecimiento y desarrollo favorable en el medio de cultivo, además

de resultar supresoras sobre los fitopatógenos permitiendo al agente de biocontrol colonizar eficazmente el entorno de las raíces de las plantas, sin causar lesiones al tejido radicular (Gerbore *et al.*, 2014). A partir del área colonizada *Trichoderma* spp. extrae azúcares y polisacáridos como almidón, celulosa, quitina, laminarina y pectina, en consecuencia, la falta de nitrógeno y carbohidratos en el medio reduce la cantidad y el espacio para el establecimiento de otros hongos que buscan colonizar el medio de cultivo o la rizosfera (zona del suelo circundante y próximo a las raíces de las plantas), esto limita el establecimiento de fitopatógenos oportunistas y eliminan a los competidores que buscan interactuar con el hospedero, por lo que en este mecanismo de competencia por parte de *Trichoderma* spp. se bloquea el paso del fitopatógeno y en el microambiente prolifera el desarrollo morfológico y la diseminación del antagonista (**Figura 2**).

Micoparasitismo

El micoparasitismo es la acción de un microorganismo fúngico parasitando a otro hongo, este mecanismo se puede considerar como una simbiosis antagónica entre organismos (Atanasova *et al.*, 2013). De acuerdo con Gerbore *et al.* (2014) el antagonista utiliza como alimento al fitopatógeno. En este sentido, *Trichoderma* sp. libera altas cantidades de enzimas líticas Cell Wall Degradation Enzymes (CWDE), mismas que causan la degradación hidrolítica de las paredes celulares de los fitopatógenos parasitados compuestas de Quitina, Glucano y Polisacáridos (Ghazanfar *et al.*, 2018). Las enzimas que *Trichoderma* sp. libera son a base de Quitinasas, Celulasas, Xylasas, Pectinasas,

Glucanasas, además de Lipasas, Amilasas, Arabinasas y Proteasas (Benítez *et al.*, 2004; Troian *et al.*, 2014) (**Figura 2b**).

La fisiología del parasitismo que las especies de *Trichoderma* sp. realizan se presenta en cuatro etapas: la primera, consiste en el reconocimiento mediado por la interacción de carbohidratos de la pared celular de *Trichoderma* sp. y lectinas del fitopatógeno (**Figura 3a**). Las lectinas se encuentran enlazadas con azúcares o glicoproteínas que interactúan con las paredes celulares, de este modo, *Trichoderma* sp. identifica y crece quimiotróficamente hacia el hongo fitopatógeno. La segunda consiste en una adhesión y enrollamiento mediado por procesos enzimáticos en donde las hifas de *Trichoderma* sp. se adhieren a las hifas del fitopatógeno formando estructuras en forma de apresorios que le permiten penetrar las paredes celulares del fitopatógeno. De este modo, la adherencia ocurre con la unión de un azúcar presente en la pared del antagonista con una lectina presente en la pared del fitopatógeno (**Figura 3b y 3c**) (Ghazanfar *et al.*, 2018). La tercera consiste en una actividad lítica, en la que *Trichoderma* sp. produce y libera enzimas para degradar la pared celular del fitopatógeno posibilitando la penetración de sus hifas (**Figura 3c**). Durante la cuarta etapa, el micoparasitismo finaliza con la pérdida del contenido citoplasmático de la célula del fitopatógeno, en esta etapa *Trichoderma* sp. digiere el contenido intracelular del hongo, provocando vacuolización que consiste en cambios morfológicos de la célula, pérdida del citoplasma y finalmente la desintegración de las hifas del hospedante (**Figura 3d**) (Rodríguez y Wan, 2020).

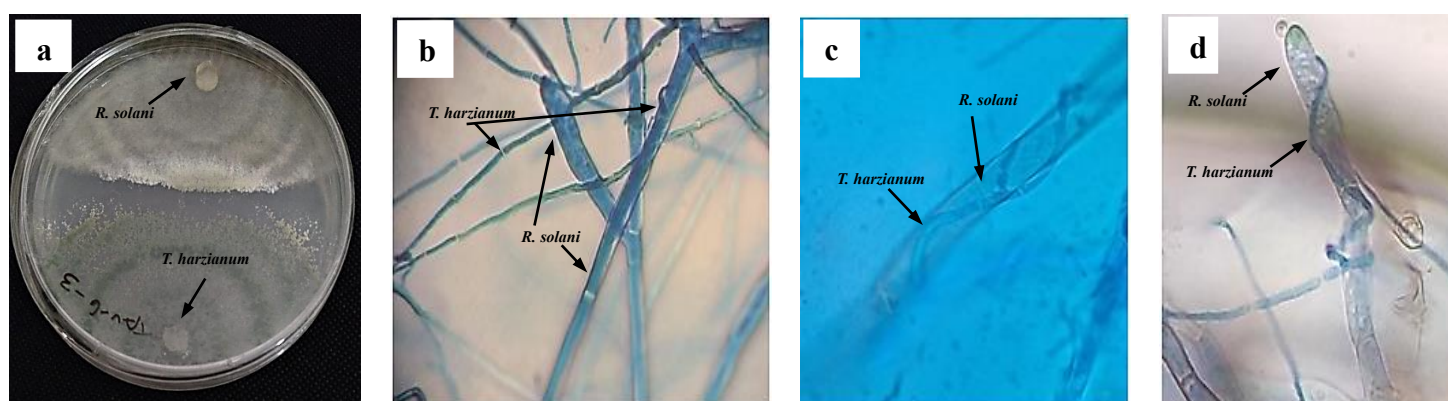


Figura 3. Fisiología del parasitismo de *Trichoderma harzianum* **a).**- Reconocimiento mediado por la interacción de carbohidratos de la pared celular de *Trichoderma* sp. y lectinas de *Rizoctonia solani* en medio de cultivo PDA. **b) y c).**- Adhesión de hifas de *T. harzianum* y enrollamiento sobre células del micelio del fitopatógeno formando estructuras en forma de apresorios **c) y d).**- Actividad lítica a través de procesos enzimáticos que degradan la pared celular de micelio de *R. solani* facilita al antagonista la penetración de las paredes celulares del fitopatógeno. El micoparasitismo finaliza con la pérdida del contenido citoplasmático de la célula del fitopatógeno, y el organismo benéfico digiere el contenido intracelular del hongo, provocando vacuolización (indicador de muerte celular) y desintegración de las hifas del hospedante (Fuente propia: Fotografías de la línea de investigación Sanidad Vegetal, Calidad e Inocuidad Agroalimentaria de la Universidad Autónoma Metropolitana-Unidad Xochimilco/CEPROBI-IPN).

El antagonismo de *T. harziamun* es el micoparastismo, en donde se lleva el proceso de adhesión y enrollamiento de sus hifas al penetrar las paredes celulares del fitopatógeno, en este proceso la especie libera enzimas líticas como β 1,3 Quitinasas, β 1,6 Glucanasas y Proteasas (Benítez *et al.*, 2004; Troian *et al.*, 2014). Durante el proceso de antagonismo de *Trichoderma* sp. contra *Rhizoctonia* spp. y *Sclerotium* spp. En la interacción micótica entre ambos hongos existe la fase de reconocimiento que se encuentra mediado por la acción de lectinas que inducen la liberación de enzimas con actividad lítica mismas que degradan la pared celular de los hongos fitopatógenos permitiendo a *Trichoderma* sp. alimentarse de los productos que resultan de la actividad enzimática (Goldman *et al.*, 1994; Carsolio *et al.*, 1999).

Antibiosis

La antibiosis es considerada como la producción de metabolitos tóxicos antimicrobiales de un antagonista sobre uno o más hongos fitopatógenos sin tener contacto físico (Gerборе *et al.*, 2014). Durante este proceso, *Trichoderma* sp. produce metabolitos volátiles y no volátiles considerados “antibióticos” (Infante, 2009) (Fig. 1c). Entre los

metabolitos no volátiles que *Trichoderma* sp. libera se encuentran la Trichodermina y Metabolitos Peptídicos, también, Gliotoxina, Viridina, Suzukacilina, Alameticina, Dermadina, Trichotecenos y Trichorzianina quienes tienen características antifúngicas y volátiles como Fenazinas, 2,4-diacetil cloroglucinol, 6-n-pentyl-2H-pyran-2-ona (6-PAP), así como productos de desecho a base de cianuro de hidrógeno, amoniaco y dióxido de carbono (Ghazanfar *et al.*, 2018).

Metabolitos secundarios con actividad antifúngica de *Trichoderma* sp.

Los metabolitos secundarios son un grupo heterogéneo de compuestos naturales que un organismo produce para supervivencia y se utilizan para realizar funciones básicas como competencia, simbiosis, diferenciación, como agentes de transporte de metales (Demain y Fang, 2000). Las actividades antagónicas de *Trichoderma* sp. están relacionadas con la acción de metabolitos secundarios, que permiten suprimir, inhibir o controlar fitopatógenos (Vinale *et al.*, 2008). En la Tabla 1, 2 y 3 se enlistan metabolitos secundarios que se liberan por especies de *Trichoderma* contra fitopatógenos

Tabla 1. Metabolitos secundarios por especies de *Trichoderma* para el control de fitopatógenos.

Metabolito secundario	Especie de <i>Trichoderma</i>	Actividad antagónica	Fitopatógenos que controla
Pironas			
6-Pentyl-Alfa-Pirona-6-PP	<i>T. viride</i> <i>T. atroviridae</i> <i>T. harzianum</i> <i>T. koningii</i>	Antifúngico	<i>Fusarium</i> sp. <i>R. solani</i> , <i>Sclerotium cepivorum</i>
Cytospirona S	<i>Trichoderma</i> sp.		
Koningininas	<i>T. harzianum</i> <i>T. koningii</i> <i>T. aureoviridae</i>	Antibiótico	<i>Gaeumannomyces graminis</i> var. <i>tritici</i> <i>Rhizoctonia solani</i> , <i>Phytophthora cinnamomi</i> , <i>Pythium middletonii</i> , <i>Fusarium oxysporum</i> , <i>Bipolaris sorokiniana</i>

Modificado de Vinale et al. (2014), Perth, Australia

Tabla 2. Metabolitos secundarios por especies de *Trichoderma* para el control de fitopatógenos.

Metabolito secundario	Especie de <i>Trichoderma</i>	Actividad antagónica	Fitopatógenos que controla
Viridinas	<i>T. koningii</i> <i>T. viride</i> <i>T. virens</i>	Actividad antifúngica, inhibe la germinación de esporas	<i>Botrytis alli</i> , <i>Colletotrichum lini</i> , <i>Fusarium caeruleum</i> , <i>Penicillium expansum</i> , <i>Aspergillus niger</i> , <i>Stachybotrys atra</i>
Viridol	<i>T. viride</i> , <i>T. hamatum</i>	Fitotóxico y Antifúngico	
Compuestos heterocíclicos nitrogenados			

Metabolito secundario	Especie de <i>Trichoderma</i>	Actividad antagonica	Fitopatogenos que controla
Harzianopyridona	<i>T. harzianum</i>	Antibiótico	<i>Botrytis cinerea</i> , <i>R. solani</i> , <i>G. graminis</i> var <i>tritici</i> , <i>Pythium ultimum</i>
Ácido harziánico	<i>T. harzianum</i>	Antibiótico	<i>Pythium irregulare</i> , <i>Sclerotinia sclerotiorum</i> , <i>R. solani</i>
Azafilones			
T22azafileone	<i>T. harzianum</i>	Inhibe al patógeno	<i>R. solani</i> , <i>P. ultimum</i> , <i>G. graminis</i> var <i>tritici</i>
Butenólidos e Hidroxi-Lactonas			
Harzianolida			
T39Butenolida	<i>T. harzianum</i>	Antifúngico	<i>Sclerotium rolfsii</i> <i>Fusarium</i> sp.
Deydro-harzianolida	<i>T. harzianum</i>	Antifúngico	<i>Plasmodiophora brassicae</i> <i>Phytohthora</i> sp.
Cerinolactona	<i>T. cerinum</i>	Antifúngico	<i>P. ultimum</i> <i>R. solani</i> <i>B. cinerea</i>
Isocianos			
Dermadin	<i>T. viride</i> <i>T. koningii</i> <i>T. hamatum</i>		<i>Phytophthora</i> spp.
Isonitrilo trichoviridin	<i>T. koningii</i> <i>T. viride</i>	Antibiótico	<i>Phytophthora</i> spp.
Dicetopiperazinas			
Gliotoxina	<i>T. virens</i>	Antibiótico	<i>R. solani</i>
Gliovirina	<i>T. virens</i>	Antibiótico	<i>P. ultimum</i>

Modificado de Vinale *et al.* (2014), Perth, Australia.

Tabla 3. Metabolitos secundarios por especies de *Trichoderma* para el control de fitopatogenos.

Metabolito secundario	Especie de <i>Trichoderma</i>	Actividad antagonica	Fitopatogenos que controla
Peptaibols	<i>T. harzianum</i>	Antibiótico, inhibidor y sinergista de enzimas B glucano sintetasa y B glucanasa	<i>Sclerotium rolfsii</i>
Quitinasa, B 1,3 glucanasa +Trichorcinina (Peptabiol)	<i>T. harzianum</i>	Sinergismo inhibidor en la esporulación	<i>B. cinerea</i>
Fenillalaninol	<i>Trichoderma</i> spp.	Antibiótico	<i>R. solani</i> , <i>Phytophthora</i> spp.
Prolinol			
Valinol			
Leucinol			
Isoleucinol			
Triptofanol			
Alameticin	<i>T. viride</i>		
AC. Glucónico	<i>Trichoderma</i> spp.	Competencia por espacio y nutrientes	<i>Phytophthora</i> spp. <i>Fusarium</i> sp.
AC. Cítrico		Bajan pH del suelo, solubilizan fosfatos, hierro, manganeso y magnesio	
AC. Fumárico			

Modificado de Vinale *et al.* (2014), Perth, Australia

Importancia de *Trichoderma* sp. en la agricultura

Se ha demostrado que *Trichoderma* ejerce control sobre los fitopatógenos al desarrollarse como un simbionte oportunista en la zona de la rizosfera. A través de la producción de elicitors, estas moléculas promueven defensas en las plantas, mismos que son producidos por agentes estresantes bióticos y abióticos. Este mecanismo induce resistencia en la planta al ataque de patógenos e insectos. Solubiliza elementos minerales como el fósforo, además propicia la síntesis de sustancias promotoras del crecimiento vegetal y genera enzimas que degradan residuos orgánicos sólidos, lo que coadyuva en la mineralización y reutilización de los residuos (Marques *et al.*, 2017). En la actividad agrícola y en condiciones favorables *Trichoderma* sp. tiene capacidad antagónica para controlar enfermedades en plantas de interés agrícola causadas por *R. solani* en cultivos de algodón (*Gossypium hirsutum* L.), berenjena (*Solanum melongena* L.), lechuga

(*Lactuca sativa* L.), girasol (*Helianthus annuus* L.) y oca (*Abelmoschus esculentus* L.) (Mathivanan *et al.*, 2000).

Las especies más utilizadas como agentes de control biológico son *T. harzianum*, *T. viride*, *T. hamatum*, *T. atroviride* y *T. asperellum*. La rizósfera de las plantas hospederas son la base principal de la interacción simbiótica de *Trichoderma* sp. con el microorganismo fitopatógeno causante de enfermedades desfigurantes, devastadoras, aniquiladoras, limitadoras e inhabilitadoras (Gerbore *et al.*, 2014; Galarza *et al.*, 2015). El microambiente de la rizosfera, agua, temperatura, oxígeno, estructura y salud del suelo inmediata a las raíces vivas de las plantas hospederas influye de forma directa, para que las especies antagónicas proliferen de manera favorable en la competencia por espacio y nutrientes, lo que facilita el proceso de parasitismo (Acosta-Suárez *et al.*, 2013; Rodríguez *et al.*, 2021) (Tablas 4-9).

Tabla 4. Especies de *Trichoderma* utilizados en el control de fitopatógenos en cultivos agrícolas.

<i>Trichoderma</i> spp.	MA	Fitopatógeno	Cultivo	Nombre común de la enfermedad	Fuente
<i>T. virens</i>	~Σ	<i>Rhizoctonia</i> sp.	Arroz (<i>Oryza sativa</i>)∞	Tizón de la Vaina de Arroz	¹ Safari <i>et al.</i> , 2022
<i>T. harzianum</i>	~	<i>P. cinnamomi</i>	Aguacate (<i>Persea americana</i> L.)∧	Tristeza del Aguacatero	² Barboza <i>et al.</i> , 2022
<i>T. asperellum</i>	δ	<i>Pythium</i>	Chile (<i>Capsicum annum</i> L.)∧	Pudrición	³ Iqbal <i>et al.</i> , 2022
<i>T. viride</i>		<i>aphendermatum</i>	Tomate (<i>Solanum lycopersicum</i> L.)∧		
<i>T. viride</i>		<i>P. capsici</i>			
<i>T. viride</i>		<i>F. oxysporum</i>			
<i>Trichoderma</i> spp.	δ Σ	<i>Colletotrichum musae</i>	<i>Musa</i> spp.∧	Antracnosis	⁴ García <i>et al.</i> , 2021

MA (Mecanismo de acción): ~Micoparasitismo; δCompetencia por espacio y nutrientes; ΣAntibiosis.

Evaluación: ∧*In-vitro* (cultivo dual); ∞*In-vivo* en invernadero.

¹Tehran, Irán; ²Sincelejo, Colombia; ³Jorhat, India; ⁴Brasil.

Tabla 5. Especies de *Trichoderma* utilizados en el control de fitopatógenos en cultivos agrícolas.

<i>Trichoderma</i> spp.	MA	Fitopatógeno	Cultivo	Nombre común de la enfermedad	Fuente
<i>Trichoderma</i> sp.	δ Σ	<i>B. cinerea</i>	Mora (<i>Rubus glaucus</i> L.)∧	Moho Gris	¹ García <i>et al.</i> , 2021
<i>T. asperellum</i>					
Consorcio: <i>T. harzianum</i> , <i>Bacillus subtilis</i> y <i>Pseudomonas fluorescens</i>	§	<i>F. oxysporum</i> , <i>R. solani</i> <i>Meloidigyne incognita</i>	Pepino (<i>Cucumis sativus</i> L.) ∧	Marchitez y Pudrición	² Singh y Balodi, 2021
<i>T. koningii</i>	~	<i>Botrytis</i> sp.	Granadilla (<i>Passiflora ligularis</i> L.)∧	Pudrición Gris	³ Acosta <i>et al.</i> , 2021
<i>T. inhamatum</i>					
<i>T. harzianum</i>					
<i>T. atroviridae</i>					
<i>T. botryosum</i>	~	<i>Hemileia vastatrix</i>	Café (<i>Coffea arabica</i>)§	Roya del Café	⁴ Rodríguez <i>et al.</i> , 2021
<i>T. caeruloviridae</i>					
<i>T. lentissimum</i>					
<i>T. pseudopyramidale</i>					

<i>Trichoderma</i> spp.	MA	Fitopatógeno	Cultivo	Nombre común de la enfermedad	Fuente
<i>T. virens</i> <i>T. longibrachiatum</i>	Ω	<i>P. pasasitica</i> , <i>F. oxysporum</i> , <i>Corynespora cassicola</i> y <i>Coniella diplodiella</i>	Jamaica (<i>Hibiscus sabdariffa</i> L.)	Manchado del Cáliz de la Flor de Jamaica	⁵ Romero <i>et al.</i> , 2021
<i>T. harzianum</i>	~Σ δ	<i>F. oxysporum</i> f. sp. <i>ciceris</i> , <i>F. solani</i> , <i>Macrophomina phaseolina</i> , <i>S. rolfii</i>	Garbanzo (<i>Cicer arietinum</i> L.)	Fusariosis del Garbanzo	⁶ Martínez <i>et al.</i> , 2020
<i>T. Koningii</i> <i>T. viride</i> <i>T. harzianum</i>	~ Σ	<i>R. solani</i>	Algodón (<i>Gossypium hirsutum</i> L.)	Pudrición de la Semilla de Algodón	⁷ Gajera <i>et al.</i> , 2020

MA (Mecanismo de acción): δCompetencia por espacio y nutrientes; ΣAntibiosis; §Reducción de severidad de enfermedad en la planta; ~Micoparasitismo; ΩInhibición por Competencia.

Evaluación: λIn-vitro (cultivo dual); §In-vivo (cultivos protegidos); §In-vivo (Se aislaron del cultivo de origen) ∞In-vivo en invernadero.

¹Brasil; ²Sonipat, India; ³Oxapampa, Perú; ⁴Camerún-Etiopía, África; ⁵Guerrero, México; ⁶Valle de Santiago, Guanajuato; ⁷Junagadh, India.

Tabla 6. Especies de *Trichoderma* utilizados en el control de fitopatógenos en cultivos agrícolas.

<i>Trichoderma</i> spp.	MA	Fitopatógeno	Cultivo	Nombre común de la enfermedad	Fuente
<i>T. aspetellum</i> <i>T. asperelloides</i> <i>T. guizhouense</i>	~	<i>Fusarium oxysporum</i>	Tomate (<i>Solanum lycopersicum</i> L.)	Marchitez o Fusariosis del Tomate	¹ Rodríguez y Wang, 2020
Cepas nativas de <i>Trichoderma</i> sp. <i>T. inhamatum</i>	~	<i>P. parasitica</i> F. <i>oxysporum</i>	Jamaica (<i>Hibiscus sabdariffa</i> L.)	Pata Prieta	² Michel <i>et al.</i> , 2019
Cepas nativas de <i>Trichoderma</i> y <i>T. harzianum</i> comercial	~	<i>Rhizoctonia</i> sp. <i>S. rolfii</i> Nakataea <i>sigmoidea</i>	Arroz (<i>Oryza sativa</i> L.)	Pudrición de Tallos y Vainas	³ Garrido y Vilela, 2019
<i>T. viride</i> <i>T. harzianum</i> <i>T. asperellum</i>	~ Σ	<i>P. capsici</i> <i>F. oxysporum</i> <i>R. solani</i>	Chile (<i>Capsicum annuum</i> L.)	Marchitez del Chile	⁴ Andrade <i>et al.</i> , 2019
<i>T. harzianum</i> <i>T. viride</i>	δ	<i>R. solani</i> , <i>Fusarium</i> spp. <i>S. rolfii</i>	Maíz (<i>Zea mays</i> L.)	Pudrición Café y Marchitamiento	⁵ Samaniego <i>et al.</i> , 2018
<i>T. asperellum</i> <i>T. harzianum</i> <i>T. afroharzianum</i> <i>T. erinaceum</i> <i>T. gamsii</i> <i>T. koningiopsis</i>	~ Σ	<i>Sclerotinia sclerotiorum</i>	Frijol (<i>Phaseolus vulgaris</i> L.)	Moho Blanco	⁶ Boat <i>et al.</i> , 2018
<i>T. Koningii</i> <i>T. croseum</i> <i>T. harzianum</i> <i>T. asperelloides</i>	~ δ	<i>R. solani</i> <i>Fusarium verticillioides</i>	Maíz (<i>Zea mays</i> L.)	Pudriciones	⁷ Rodríguez y Flores, 2018
<i>T. hamatum</i> <i>T. harzianum</i> <i>T. viride</i> <i>T. virens</i>	Σ~δ	<i>Sclerotinia sclerotiorum</i> <i>F. oxysporum</i> f. sp. <i>Sesami</i>	Soya (<i>Glycine max</i> L.) Ajonjolí (<i>Sesamum indicum</i> L.)	Moho Blanco Marchitez por Fusarium	⁸ Sumida <i>et al.</i> , 2018 ⁹ Mahmoud y Osama, 2018
<i>T. longibrachiatum</i>	Σ	<i>Valsa mali</i>	Manzano (<i>Malus domestica</i> B.)	Cancro del Manzano	¹⁰ Zhang <i>et al.</i> , 2018

MA (Mecanismo de acción): ~Micoparasitismo; ΣAntibiosis; δCompetencia por espacio y nutrientes.

Evaluación: λIn-vitro (cultivo dual); ‡In-situ (en campo); ∞In-vivo en invernadero; λFermentación y extractos crudos en placas.

¹Costa Rica, Costa Rica; ²Guerrero, México; ³Tumbes, Perú; ⁴Puebla, México; ⁵Matanzas, Cuba; ⁶Soa, Camerún; ⁷Aragua, Venezuela; ⁸Londrina, Brasil; ⁹Assiut, Egipto; ¹⁰Lanzhou, China. Elaboración propia.

Tabla 7. Especies de Trichoderma utilizados en el control de fitopatógenos en cultivos agrícolas.

<i>Trichoderma</i> spp.	MA	Fitopatógeno	Cultivo	Nombre común de la enfermedad	Fuente
<i>T. harzianum</i> <i>T. koningii</i>	~ Σ	<i>Pyricularia oryzae</i> , <i>F. oxysporum</i> <i>Ganoderma boninense</i>	Arroz (<i>Oryza sativa</i> L.) ^Δ	Pudrición del Arroz	¹ Nager <i>et al.</i> , 2017
<i>T. asperellum</i>	δ	<i>F. oxysporum</i> f. sp. <i>lycopersici</i>	Tomate (<i>Solanum lycopersicum</i> L.) ^{Δ∞}	Marchitez del Tomate	² Patel y Saraf, 2017
<i>T. asperellum</i>	Σδ ~	<i>S. rolsfii</i>	Frijol (<i>Phaseolus vulgaris</i> L.) ^Δ	Tizón Sureño	³ Duarte <i>et al.</i> , 2017
<i>T. harzianum</i>	~	<i>Pyricularia grisea</i>	Arroz (<i>Oryza sativa</i> L.) ^Δ	Tizón del Arroz	⁴ Pérez <i>et al.</i> , 2017
<i>T. asperellum</i> , <i>T. rossicum</i> <i>T. hamatum</i> y 30 cepas nativas	~ Σ	<i>R. solani</i>	Papa (<i>Solanum tuberosum</i> L.) ^Δ	Costra Negra, Cáncer de Tallo y Estolón	⁵ Osorio <i>et al.</i> , 2016
<i>T. viride</i> <i>T. harzianum</i>	δ	<i>F. oxysporum</i>	Haba (<i>Vicia faba</i> L.) ^{Δ∞}	Marchitez del Haba	⁶ Mahmoud, 2016

MA (Mecanismo de acción): ~Micoparasitismo; ΣAntibiosis; δCompetencia por espacio y nutrientes. **Evaluación:** ^ΔIn-vitro (cultivo dual); [∞]In-vivo en invernadero.

¹Kelantan, Malaysia; ²Ahmedabad, India; ³Mayabeque, Cuba; ⁴Camagüey, Cuba; ⁵Jalisco, Chihuahua and Sonora, Mexico; ⁶Asyut, Egypt.

Tabla 8. Especies de Trichoderma utilizados en el control de fitopatógenos en cultivos agrícolas.

<i>Trichoderma</i> spp.	MA	Fitopatógeno	Cultivo	Nombre común de la enfermedad	Fuente
<i>T. harzianum</i> <i>T. asperellum</i> <i>T. reesei</i> <i>T. virens</i>	~	<i>Mycosphaerella fijiensis</i> <i>F. oxysporum</i> f. sp. <i>Cubense</i> <i>Moniliophthora roreri</i> <i>Moniliophthora perniciosa</i> <i>Alternaria alternata</i> <i>Rosellinia necatrix</i> <i>F. oxysporum</i> f. sp. <i>lycopersici</i>	Plátano (<i>Musa paradisiaca</i> L.) ^Δ	Sigatoka Negra, Enfermedad de Panamá. Pudrición Helada de la Vaina. Enfermedad de Escoba de Bruja. Cancro del Tallo del Tomate por <i>Alternaria</i> . Pudrición Blanca de la Raíz Marchitez Vascular de Tomate	¹ Galarza <i>et al.</i> , 2015
<i>T. asperellum</i>	δ	<i>Stromatinia cepivora</i>	Cebolla (<i>Allium cepa</i> L.) ^{Δ 3}	Pudrición Blanca	² Rivera <i>et al.</i> , 2016
<i>T. harzianum</i> <i>T. koningiopsis</i> <i>T. virens</i>	δ Σ Y	<i>Macrophomina phaseolina</i>	Sorgo (<i>Sorghum bicolor</i> L.) ^Δ	Pudrición Carbonosa del Tallo	³ Hernández <i>et al.</i> , 2015
<i>T. viride</i> <i>T. harzianum</i>	~ Σ	<i>Curvularia lunata</i> <i>F. oxysporum</i> <i>Alternaria alternata</i> <i>Colletotrichum gloeosporioides</i> <i>R. solani</i>	Maíz (<i>Zea mays</i> L.) ^Δ Tomate (<i>Solanum lycopersicum</i> L.) ^Δ	Marchitez y pudriciones	⁴ Tapwal <i>et al.</i> , 2015
<i>T. asperellum</i> (comercial)	?	<i>Fusarium</i> sp.	Tomate (<i>Solanum lycopersicum</i> L.) ^Δ	Pudrición del Cuello y Raíz del Tomate	⁵ Vargas y Gilchrist, 2015
<i>Trichoderma</i> sp.	~ Σ	<i>Penicillium</i> sp. <i>Sclerotium cepivorum</i> <i>Pseudomonas marginalis</i>	Ajo (<i>Allium sativum</i> L.) ^Δ	Pudrición Blanca o Bacteriosis	⁶ Astorga <i>et al.</i> , 2014

MA (Mecanismo de acción): ~Micoparasitismo; δ Competencia por espacio y nutrientes; Σ Antibiosis; Ψ hiperparasitismo e inhibición de crecimiento; $\mathfrak{P}$ Producción de enzimas líticas (glucanasas).

Evaluación: $\mathcal{A}$ In-vitro (cultivo dual); $\mathfrak{z}$ In-vivo (Se aislaron del cultivo de origen).

¹Guayas, Pichincha, Riobamba y Santo Domingo, Ecuador; ²Cartago, Costa Rica; ³Tamaulipas, México;

⁴Dehradun, India; ⁵Medellin, Colombia; ⁶Cartago, Costa Rica.

Tabla 9. Especies de Trichoderma utilizados en el control de fitopatógenos en cultivos agrícolas.

<i>Trichoderma</i> spp.	MA	Fitopatógeno	Cultivo	Nombre común de la enfermedad	Fuente
<i>T. asperellum</i>	δ	<i>R. solani</i>	Calabacita Pipiana (<i>Cucurbita argyrosperma</i> L.) $\mathfrak{z}$	Pudrición Café	¹ Díaz et al., 2014
<i>T. harzianum</i> <i>T. longibrachiatu</i>	~ δ	<i>Alternaria porri</i>	Cebolla (<i>Allium cepa</i> L.) $\mathcal{A}\infty$	Mancha Púrpura	² Abo et al., 2014
<i>T. harzianum</i>	~	<i>Sclerotinia sclerotiorum</i>	Cebolla (<i>Allium cepa</i> L.) $\mathcal{A}\blacklozenge$	Moho Blanco	³ Fraga et al., 2014
<i>T. harzianum</i>	$\delta\sim\Sigma$	<i>Mycosphaerella fijiensis</i>	Plátanos y Bananos (<i>Musa paradisiaca</i> L.) $\mathcal{A}$	Sigatoka Negra o Raya Negra de la Hoja	⁴ Acosta et al., 2013
<i>T. harzianum</i>	$\delta\Sigma$	<i>Bipolaris oryzae</i> <i>Sarocladium oryzae</i>	Arroz (<i>Oryza sativa</i> L.) $\mathcal{A}$	Mancha Café del Arroz Pudrición de la Vaina de Arroz	⁵ Pérez et al., 2017
<i>T. harzianum</i>	~ Σ	<i>R. solani</i> , <i>S. rolfsii</i> y <i>F. oxysporum</i>	Tomate (<i>Solanum lycopersicum</i> L.) $\mathcal{A}$	Pudriciones de Raíz	⁶ Guédez et al., 2012

MA (Mecanismo de acción): ~Micoparasitismo; δ Competencia por espacio y nutrientes; Σ Antibiosis.

Evaluación: $\mathfrak{z}$ In-vivo (Se aislaron del cultivo de origen); $\mathcal{A}$ In-vitro (cultivo dual); ∞ In-vivo en invernadero; $\blacklozenge$ microscopía electrónica.

¹Guerrero México; ²Assiut, Egipto; ³Goiânia, Brasil; ⁴Oxampapa, Perú; ⁵Villa Clara, Cuba; ⁶Trujillo, Venezuela.

CONCLUSIONES

Los reportes científicos analizados de *Trichoderma* sp. como agente de control de fitopatógenos del suelo se realizaron en Irán, Colombia, India, Brasil, Perú, Etiopía, Costa Rica, Cuba, Camerún, Egipto, China, Malasia, Ecuador, Venezuela y siete reportados en diferentes estados de México. Los cultivos agrícolas reportados con fitopatógenos fueron en cultivos de arroz, aguacate, chile, tomate, mora, pepino, granadilla, café, jamaica, garbanzo, algodón, maíz, frijol, soya, ajonjolí, manzano, haba, banano, cebolla, sorgo, ajo y calabaza. De los 76 estudios detallados, el 75 % se realizó *in vitro* y 25 % *in vivo*. El 38 % se basaron en la actividad de micoparasitismo, 27 % en competencia por espacio y nutrientes, 29 % en antibiosis y 4 % en reducción de severidad de enfermedad de la planta, inhibición por competencia, hiperparasitismo e inhibición de crecimiento y producción de enzimas líticas. En el análisis de los reportes, *Trichoderma* spp. se ha empleado para el control de 35 fitopatógenos (*Alternaria alternata*, *A. porri*; *Bipolaris oryzae*; *Botrytis* sp., *B. cinérea*; *Colletotrichum gloeosporioides*, *C. musae*; *Coniella diplodiella*;

Corynespora cassicola; *Curvularia lunata*; *Fusarium* sp., *F. oxysporum*; *Hemileia vastatrix*; *Macrophomina phaseolina*; *Meloidigyne incógnita*; *Moniliophthora perniciosa*, *M. roreri*; *Mycosphaerella fijiensis*; *Phytophthora cinnamomi*, *P. capsici*, *P. pasasitica*; *Penicillium* sp.; *Pseudomonas marginalis*; *Pyricularia grisea*, *P. oryzae*; *Pythium aphendernatum*; *Rosellinia necatrix*; *Rhizoctonia* sp., *R. solani*; *Sarocladium oryzae*; *Sclerotium rolfsii*, *S. cepivorum*, *Sclerotinia sclerotiorum*, *Stromatinia cepivora* y *Valsa mali*) que causan enfermedades en 22 cultivos de interés agrícola.

Los reportes científicos de acción antagonista de *Trichoderma* sp. para el control de fitopatógenos del suelo se basan en la actividad de inhibición, antibiosis y ecoparasitismo, en ambientes específicos favorables para las especies antagonistas. El antagonismo de *Trichoderma* sp. inicia con la adhesión-enrollamiento, actividad lítica y absorción intracelular, cambios morfológicos de la célula del fitopatógeno, pérdida del citoplasma y finalmente la desintegración de las hifas del hospedante. El potencial antagónico de *Trichoderma* sp. asegura

que este hongo es una alternativa para el manejo integrado de plagas y enfermedades en cultivos de interés agrícola.

Acknowledgments

The authors express their gratitude to the National Council of Humanities, Sciences and Technologies (CONAHCYT) for the financial scholarship for the first author's postgraduate studies (000357).

Funding. Resources were received from the Metropolitan Autonomous University, through the Call for Academic Development 2024, Category "Support for students' terminal work".

Conflict of interest statement. The authors declare that there is no conflict of interest.

Compliance with ethical standards. Not applicable.

Data availability. Data are available upon reasonable request to the corresponding author (druiz@correo.xoc.uam.mx).

Author contribution statement (CRediT). G.

Sánchez-Rivera: data curation, writing-review and editing, formal analysis. **H.E. Flores-Moctezuma:** writing, review and editing of methodology. **F. Castrejón-Ayala:** conceptualization, supervising, writing - review and editing. **M. Gutiérrez-Rojas:** writing - review and editing, formal analysis. **D. Ruiz-Juárez:** writing - review and editing, formal analysis.

REFERENCES

- Abo, E.K.A., Abdel, H.S.I. and Abdel, R.I.R., 2014. Isolation of *Trichoderma* and evaluation of their antagonistic potential against *Alternaria porri*. *Journal of Phytopathology*, 162, pp. 567-574. <http://dx.doi.org/10.1111/jph.12228>
- Acosta-Suárez, M., Pichardo, T., Roque, B., Cruz-Martín, M., Mena, E., Leiva-Mora, M., Castro, R. and Alvarado-Capó, Y., 2013. Antagonismo *in vitro* de *Trichoderma harzianum* Rifai contra *Mycosphaerella fijiensis* Morelet. *Biotechnologia Vegetal*, 13, pp. 231-235. <https://revista.ibp.co.cu/index.php/BV/article/view/124>
- Acosta, L.T., Azania, D.K. and Azania, R.F., 2021. Cultivo dual *in-vitro* de cepas nativas de *Trichoderma* spp. frente a *Botrytis* sp. patógeno de *Passiflora ligularis* Juss. *Revista de Investigación Agropecuaria Science and Biotechnology*, 1, pp. 43-55. <https://doi.org/10.25127/riagrop.20214.720>
- Ainsworth, G.C. y Bisby's, G.R., 2009. Dictionary of the Fungi. 10th Edition. Cab Intl Edi. 616 p.
- Alexopoulos, C.J. y Mims, C.W., 1979. Introductory Mycology. 3ªed. Nueva York, Willey
- Andrade-Hoyos, P., Luna-Cruz, A., Osorio-Hernández, E., Molina-Gayosso, E., Landero-Valenzuela, N. and Barrales-Cureño, H.J., 2019. Antagonismo de *Trichoderma* spp. vs hongos asociados a la marchitez de chile. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*, 10, pp. 1259-1272. <https://doi.org/10.29312/remexca.v10i6.1326>
- Astorga-Quirós, K., Meneses-Montero, K., Zúñiga-Vega, C., Brenes-Madriz, J.A. and Rivera-Méndez, W., 2014. Evaluación del antagonismo de *Trichoderma* sp. y *Bacillus subtilis* contra tres patógenos del ajo. *Revista Tecnología en Marcha*, 27, pp. 82-91. https://revistas.tec.ac.cr/index.php/tec_mar/article/view/1929/1755
- Atanasova, L.D., Crom, S.L., Gruber, G.S., Coulpier, F.D., Seidl-Seiboth, V., Kubicek, P.C. and Druzhinina, I.S., 2013. Comparative transcriptomics reveals different strategies of *Trichoderma* mycoparasitism. *BMC Genomics*, 14, pp. 1-15. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-14-121>
- Barboza-García, A., Pérez-Cordero, A. and Anaya-Chamorro, L., 2022. Especies nativas de *Trichoderma* aisladas de plantaciones de aguacate con actividad inhibitoria contra *Phytophthora cinnamomi*. *Biotechnología en el Sector Agropecuario y Agroindustrial*, 20, pp. 101-116. <https://doi.org/10.18684/rbsaa.v20.n2.2022.1852>
- Benítez, T., Rincón, A.M., Limón, M.C. and Codón, A.C., 2004. Biocontrol mechanisms of *Trichoderma* strains. *International Microbiology*, 7, pp. 249-260. <https://scielo.isciii.es/pdf/im/v7n4/Benitez.pdf>
- Bissett, J., Gams, W., Jaklitsch, W. and Samuels, G.J., 2015. Accepted *Trichoderma* names in the year 2015. *IMA Fungus*, 6, pp. 263-295. <https://doi.org/10.5598/imafungus.2015.06.02.02>
- Boat, M.A.B., Iacomí, B.B., Sameza, M.L. and Boyom, F.F., 2018. Fungicide tolerance and effect of environmental conditions on growth of *Trichoderma* spp. with antagonistic activity against *Sclerotinia sclerotiorum* causing white mold of

- common bean (*Phaseolus vulgaris*). *International Journal of Innovative Approaches in Agricultural Research*, 2, pp. 226-243. <https://doi.org/10.29329/ijiaar.2018.151.8>
- Brito, J.P.C., Ramada, H.S., de Magalhães, M.Tq., Silva, L.P. and Ulhoa, C.J., 2014. Peptaibols from *Trichoderma asperellum* TR356 strain isolated from Brazilian soil. *Springer Plus*, 3, pp. 600-612. <https://doi.org/10.1186/2193-1801-3-600>
- Carsolio, C.C., Benhamou, N.A., Harán, S.D., Cortez, C.D., Gutiérrez, M.A. and Herrera-Estrella, A., 1999. Role of the *Trichoderma harzianum* endochitinase gene, *ech42*, in mycoparasitism. *Applied and Environmental Microbiology*, 65, pp. 929-935. <https://doi.org/10.1128/aem.65.3.929-935.1999>
- Chaverri, P.E., Castlebury, L.A., Overton, B.E. and Samuels, G.J., 2003. Hypocrea/*Trichoderma*: species with conidiophore elongations and green conidia. *Mycologia*, 95, pp. 1100-1140. <https://doi.org/10.2307/3761915>
- Demain, A.L. and Fang, A., 2000. The Natural Functions of Secondary Metabolites. In: A. Fiechter (ed.). *History of Modern Biotechnology I, Advances in Biochemical Engineering/Biotechnology*. Springer. pp. 1-39. Berlin. http://dx.doi.org/10.1007/3-540-44964-7_1
- Díaz-Nájera, J.F., Vargas-Hernández, Ayvar-Serna, M.S., Alvarado-Gómez, O.G., Solís-Aguilar, J.F., Durán-Ramírez, J.A., Díaz-Ceniceros, H.L. and Hernández-Aguilar, A., 2014. Identificación morfológica y por PCR de *Rhizoctonia solani* Kühn a partir de frutos de calabaza pipiana y su manejo en invernadero. *Biotechnia*, 16, pp. 17-21. <https://doi.org/10.18633/bt.v16i3.107>
- Dodds, P. N., 2023. From Gene-for-Gene to Resistosomes: Flor's Enduring Legacy. *MPMI*, 36(8):461-467, <https://doi.org/10.1094/MPMI-06-23-0081-HHH>
- Duarte-Leal, Y., Lamz-Piedra, A. and Martínez-Coca, B., 2017. Antagonismo *in vitro* de aislamientos de *Trichoderma asperellum* Samuels, Lieckfeldt and Nirenberg frente a *Sclerotium rolfsii* Sacc. *Revista de Protección Vegetal*, 32, pp. 1-11. <http://scielo.sld.cu/pdf/rpv/v32n3/rpv03317.pdf>
- Sánchez-García, B.M., Espinosa-Huerta, E., Villordo-Pineda, E., Rodríguez-Guerra, R., y Mora-Avilés, M.A., 2017. Identificación molecular y evaluación antagonica *in vitro* de cepas nativas de *Trichoderma* spp. sobre hongos fitopatógenos de raíz en frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) cv. Montcalm. *Agrociencia*, 51, pp. 63-79. http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1405-31952017000100063&lng=es&tlng=es
- Fraga, T.R., Stecca, S.A., Soller, R.M.H., Arruda, W. and Ulhoa, C.J., 2014. Mycoparasitism studies of *Trichoderma harzianum* against *Sclerotinia sclerotiorum*: evaluation of antagonism and expression of cell wall-degrading enzymes genes. *Biotechnology Letters*, 36, pp. 2095-2101. <https://doi.org/10.1007/s10529-014-1583-5>
- Gajera, H.P., Hirpara, D.G. Savaliya, D.D. and Golakiya, B.A., 2020. Extracellular metabolomics of *Trichoderma* biocontroller for antifungal action to restrain *Rhizoctonia solani* Kuhn in cotton. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 112, pp. 15-47. <https://doi.org/10.1016/j.pmpp.2020.101547>
- Galarza, L.P., Akagi, Y.Y., Takao, K.K., Kim, C.S., Maekawa, N.D., Itai, A.D. and Kodama, M.M., 2015. Characterization of *Trichoderma* species isolated in Ecuador and their antagonistic activities against phytopathogenic fungi from Ecuador and Japan. *Journal of General Plant Pathology*, 81, pp. 201-210. <https://doi.org/10.1007/s10327-015-0587-x>
- García B.G., Araújo, C.F., da Costa, A.C. and Ulhoa, C.J., 2021. Avaliação do potencial de isolados de *Trichoderma* spp. nativos do estado de Mato Grosso do Sul contra o fungo *Colletotrichum musae*. *Brazilian Journal of Development*, 7, pp. 29484-29502. <https://doi.org/10.34117/bjdv7n3-592>
- García-Gutiérrez, C. and Rodríguez-Meza, G.D., 2012. Problemática y riesgo ambiental por el uso de plaguicidas en Sinaloa. *Ra Ximhai*, 8, pp. 1-10. http://uaim.edu.mx/raximhai/index.php/eje_mplares?view=article&id=25:ejemplar-no-25b&catid=8:ejemplares
- García, R.I., Riera, R.A., Zambrano, C.T. and Gutiérrez, L.D., 2006. Desarrollo de un fungicida biológico a base de una cepa del hongo *Trichoderma harzianum* proveniente de la región andina venezolana. *Fitosanidad*, 10, pp. 115-121.

- <https://www.redalyc.org/toc.oe?id=2091&numero=16102>
- Garrido, M. and Vilela, N., 2019. Capacidad antagónica de *Trichoderma harzianum* frente a *Rhizoctonia*, *Nakatea sigmoidea* y *Sclerotium rolfsii* y su efecto en cepas nativas de *Trichoderma* aisladas de cultivos de arroz. *Scientia Agropecuaria*, 10, pp. 199-206.
<http://dx.doi.org/10.17268/sci.agropecu.2019.02.05>
- Gerbore, J., Benhamou, N. Vallance, J., Floch, G.L. Grizard, D.C., Regnault-Roger and Rey, P., 2014. Biological control of plant pathogens: advantages and limitations seen through the case study of *Pythium oligandrum*. *Environmental Science and Pollution Research*, 21, pp. 1-14.
<http://dx.doi.org/10.1007/s11356-013-1807-6>
- Ghazanfar, M.U., Raza, M., Raza, W. and Qamar, M.I., 2018. *Trichoderma* as potential biocontrol agent, its exploitation in agriculture: a review. *Plant Protection*, 2, pp. 109-135.
<http://esciencepress.net/journals/PP>
- Goldman, G.H., Hayes, C. and Harman, G.E., 1994. Molecular and cellular biology of biocontrol by *Trichoderma* spp. *Trends Biotechnology*, 12, pp. 478-482.
[http://dx.doi.org/10.1016/0167-7799\(94\)90055-8](http://dx.doi.org/10.1016/0167-7799(94)90055-8)
- González-León, Y., Ortega-Bernal, J., Anducho-Reyes, M.A. y Mercado-Flores, Y., 2022. *Bacillus subtilis* y *Trichoderma*: Características generales y su aplicación en la agricultura. *TIP. Revista Especializada en Ciencias Químico-Biológicas*, 25, pp. e520.
<https://doi.org/10.22201/fesz.23958723e.2022.520>
- Guédez, C., Cañizalez, L., Castillo, C. and Olivar, R., 2012. Evaluación *in vitro* de aislamientos de *Trichoderma harzianum* para el control de *Rhizoctonia solani*, *Sclerotium rolfsii* y *Fusarium oxysporum* en plantas de tomate. *Revista de la Sociedad Venezolana de Microbiología*, 32, pp. 44-49.
<https://www.redalyc.org/toc.oe?id=1994&numero=24929>
- Hallstrom, K.N. and McCormick, B.A., 2015. Pathogenicity Islands: Origins, Structure, and Roles in Bacterial Pathogenesis. *Molecular Medical Microbiology*, 1, pp. 303-314. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-397169-2.00016-0>
- Harman, E.G. and Kubicek, P.C., 1998. *Trichoderma y Gliocladium. Enzymes, biological control and commercial applications*. Vienna, Austria: Taylor & Francis.
<https://doi.org/10.1201/9781482267945>
- Hernández, M.J.L., Sánchez, P.M.I., González, P.J.M., Quiroz, V.J.D., García, O.J.G. and Gill, L.H.R., 2015. Antibiosis of *Trichoderma* spp. strains native to northeastern Mexico against the pathogenic fungus *Macrophomina phaseolina*. *Brazilian Journal of Microbiology*, 46, pp. 1093-1101.
<https://doi.org/10.1590/S1517-838246420120177>
- Howell, C.R., 2003. Mechanisms employed by *Trichoderma* species in the biological control of plant diseases: the history and evolution of current concepts. *Plant Disease*, 87, pp. 4-10.
<https://doi.org/10.1094/PDIS.2003.87.1.4>
- International Atomic Energy Agency (IAEA)., 2023. Control Biológico. Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura.
<https://www.iaea.org/es/temas/control-biologico#:~:text=El%20control%20biológico%20supone%20la,respetsuosa%20con%20el%20medio%20ambiente> Fecha de consulta: 24 de octubre de 2022.
- Iqbal, S., Ashfaq, M., Malik, A.H., Haq, M.I.U. and Khan, K., 2022. Antagonistic screening and confronting potential of *Trichoderma viride* against Pakistani and American soil borne-pathogens (*Pythium aphenidermatum*, *Fusarium oxysporum* and *Phytophthora capsici*) in controlled conditions. *Pakistan Journal of Phytopathology*, 34, pp. 81-91.
<https://doi.org/10.33866/phytopathol.034.01.0752>
- Infante, D., Martínez, B., González, N. and Reyes, Y., 2009. Mecanismos de acción de *Trichoderma* frente a hongos fitopatógenos. *Revista de Protección Vegetal*, 24, pp. 14-21.
<http://scielo.sld.cu/pdf/rpv/v24n1/rpv02109.pdf>
- Jaklitsch, W.M., Samuels, G.J., Dodd, S.L., Lu, B. and Druzhinina, I.S., 2006. *Hypocrea rufa/Trichoderma viride*: a reassessment, and description of five closely related species with and without warted conidia. *Studies Mycol*, 55, pp. 135-177.
<https://doi.org/10.3114/sim.2006.56.04>

- Junaid, J.M., Dar, N.A., Bhat, T.A., Bhat, A. and Bhat, M.A., 2013. Commercial biocontrol agents and their mechanism of action in the management of plant pathogens. *International Journal of Modern Plant and Animal Sciences*, 1, pp. 39-57.
- Lahlali, R., Ezrari, S., Radouane, N., Kenfaoui, J., Esmael, Q., Hamss, H.E., Belabess, Z. and Barka, E.A., 2022. Biological control of plant pathogens: A global perspective. *Microorganism*, 10, pp. 563-596. <https://doi.org/10.3390/microorganisms10030596>
- Lamichhane, J.R., Dürr, C., Schwanck, A.A., Robin, M.H., Sarthou, Cellier, J.P., Messéan V.A. and Aubertot, J.N., 2017. Integrated management of damping-off diseases. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 37, pp. 1-25. <https://doi.org/10.1007/s13593-017-0417-y>
- Marques, S., Matos, C.T., Gírio, F.M., Roseiro, J.C. and Santos, J.A.L., 2017. Lactic acid production from recycled paper sludge; Process intensification by running fed-batch into a membrane-recycle biorreactor. *Biochemical Engineering Journal*, 120, pp. 63-72. <https://doi.org/10.1016/j.bej.2016.12.021>
- Martínez, B., Reyes, Y., Infante, D., González, E., Baños, H. and Cruz, A., 2008. Selección de aislamientos de *Trichoderma* spp. candidatos a biofungicidas para el control de *Rhizoctonia* sp. en arroz. *Revista de Protección Vegetal*, 23, pp. 118-125. <http://scielo.sld.cu/pdf/rpv/v23n2/rpv09208.pdf>
- Martínez, B., Infante, D. and Reyes, Y., 2013. *Trichoderma* spp. y su función en el control de plagas en los cultivos. *Revista de Protección Vegetal*, 28, pp. 1-11. <http://scielo.sld.cu/pdf/rpv/v28n1/rpv01113.pdf>
- Martínez-Martínez, T.O., Guerrero-Aguilar, B.Z., Pecina-Quintero, V., Rivas-Valencia, P., González-Pérez, E. and Angeles-Núñez, J.C., 2020. Antagonismo de *Trichoderma harzianum* contra la fusariosis del garbanzo y su efecto biofertilizante. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*, 11, pp. 1135-1147. <https://doi.org/10.29312/remexca.v11i5.2325>
- Mathivanan, N., Srinivasan, K. and Chelliah, S., 2000. Biological control of soil-borne diseases of cotton, eggplant, okra and sunflower by *Trichoderma viride*. *Journal of Plant Diseases and Protection*, 107, pp. 235-244. <http://www.jstor.org/stable/43386990>
- Mahmoud, A.F.A., 2016. Evaluation of certain antagonistic fungal species for biological control of faba bean wilt disease incited by *Fusarium oxysporum*. *Journal of Phytopathology and Pest Management*, 3, pp. 1-14. <https://ppmj.net/index.php/ppmj/article/view/53>
- Mahmoud, A.F.A. and Osama, A.A., 2018. Biocontrol efficacy of *Trichoderma* spp. against sesame wilt caused by *Fusarium oxysporum* f. sp. *sesami*. *Archives of Phytopathology and Plant Protection*, 51, pp. 277-287. <https://doi.org/10.1080/03235408.2018.1471837>
- Michel-Aceves, A.C., Hernández-Morales, J., Toledo-Aguilar, R., Sabino L.J.E. and Romero-Rosales, T., 2019. Capacidad antagónica de *Trichoderma* spp. nativa contra *Phytophthora parasitica* y *Fusarium oxysporum* aislados de cultivos de jamaica. *Revista Fitotecnia Mexicana*, 42, pp. 235-241. <https://doi.org/10.35196/rfm.2019.3.235>
- Morath, S.U., Hung, R. and Bennett, J.W., 2012. Fungal volatile organic compounds: a review with emphasis on their biotechnological potential. *Fungal Biology Reviews*, 26, pp. 73-83. <https://doi.org/10.1016/j.fbr.2012.07.001>
- Nager, L.L., Hazreen, N., Aqilah, N. Zaini, S.A.B.M. and Siddquee, S., 2017. Isolation of antagonistic *Trichoderma* spp. against selected phytopathogenic fungi from the field soils in Kelantan. *Malaysian Journal of Microbiology*, 13, pp. 73-78. <https://doi.org/10.21161/mjm.89616>
- Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura., 2018. El futuro de la alimentación y la agricultura: vías alternativas hacia el 2050. Rome. <http://www.fao.org/3/CA1553ES/ca1553es.pdf> Fecha de consulta: 10 de mayo de 2022
- Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura., 2023. Apoyo de la FAO al Programa de Manejo Integrado de Plagas en Asia. https://www.fao.org/agriculture/crops/noticias-eventos-boletines/detail/es/item/39763/icode/?no_c

- [ache=1#:~:text=El%20Manejo%20Integra do%20de%20Plagas,del%20agua%20y%20los%20nutrientes](#) Fecha de consulta: 24 de junio de 2022
- Osorio, H.E., Hernández, C.F.D., Rodríguez, H.R., Varela, F.S.E., Estrada, D.B. and López, S.J.A., 2016. Actividad antagónica de *Trichoderma* spp. sobre *Rhizoctonia solani* *in vitro*. *Investigación y Ciencia*, 24, pp. 5-11.
<https://revistas.uaa.mx/index.php/investycien/issue/view/177>
- Patel, S. and Saraf, M., 2017. Biocontrol efficacy of *Trichoderma asperellum* MSST against tomato wilting by *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici*. *Archives of Phytopathology and Plant Protection*, 50, pp. 228-238.
<https://doi.org/10.1080/03235408.2017.1287236>
- Pérez T.E.J., Bernal, C.A., Milanés, V.P., Leiva, M.M., Sierra, R.Y. and Cupull, S.R., 2017. Actividad antagónica de *Trichoderma harzianum* Rifai sobre el agente causal del tizón del arroz (*Pyricularia grisea* Sacc.). *Centro Agrícola*, 44, pp. 13-19.
<http://cagricola.uclv.edu.cu/index.php/es/volumen-44-2017/numero-3-2017>
- Pincay, A., Noboa, M., Viera, W., Herrera, K., León, A. and Jackson, T., 2021. Evaluación *in vitro* del potencial antagonista de *Trichoderma* sp. y hongos endófitos de mora (*Rubus glaucus* Benth) para el control de *Botrytis cinerea*. *Journal of Science and Research*, 6, pp. 109-124.
<https://doi.org/10.5281/zenodo.4917695>
- Rifai, M.A. 1969. A revision of the genus. *Trichoderma*. *Mycological Papers*, 116, pp. 1-56.
- Rivera, M.W., Meneses-Montero, K., Zúñiga-Vega, C. and Brenes-Madriz, J.A., 2016. Antagonismo de *Trichoderma* sp. ante el patógeno *Stromatinia cepivora* en el cultivo de cebolla. *Revista Tecnología en Marcha*, 29, pp. 22-30.
<http://dx.doi.org/10.18845/tm.v29i7.2702>
- Rodríguez, I.C. y Flores, J., 2018. Capacidad antagónica *in vitro* de *Trichoderma* spp. frente a *Rhizoctonia solani* Kuhn y *Fusarium verticillioides* Nirenberg. *Bioagro*, 30, pp. 49-58.
<https://revistas.uclave.org/index.php/bioagro/article/view/2710/1693>
- Rodríguez-García, D. y Wang-Wong, A., 2020. Efectividad a nivel *in-vitro* de *Trichoderma* spp. Nativos e importados contra *Fusarium oxysporum*. *Agronomía Costarricense*, 44, pp. 109-125.
<http://dx.doi.org/10.15517/rac.v44i2.43096>
- Rodríguez, M del C.H., Evans, H.C., de Abreu, L.M., de Macedo, D.M., Ndacnou, M.K., Bekele, K.B. and Barreto, R.W., 2021. New species and records of *Trichoderma* isolated as mycoparasites and endophytes from cultivated and wild coffee in Africa. *Scientific reports*, 11, pp. 2-31.
<http://dx.doi.org/10.1038/s41598-021-84111-1>
- Romero-Rosales, T., Acuña-Soto, J., Azuara-Domínguez, A., Lázaro-Dzul, M.A., Monteón-Ojeda, A., Vargas-Madriz, H. and Secundino-Eusebio, Y., 2021. Identification and *in vitro* antagonism evaluation of native strains of *Trichoderma* spp. On phytopathogenic fungi associated with chalice spot in Jamaica (*Hibiscus sabdariffa* L.). *Tropical and Subtropical Agroecosystems*, 24, pp. 1-10.
<http://dx.doi.org/10.56369/tsaes.3518>
- Safari, M.M.R., Jahangiri, B., Kulus, D., Tymoszuk, A. and Kaviani, B., 2022. Endophytic fungi as potential biocontrol agents against *Rhizoctonia solani* JG Kühn, the causal agent of Rice Sheath Blight Disease. *Biology*, 11, pp. 1-15.
<https://doi.org/10.3390/biology11091282>
- Samaniego-Fernández, L.M., Harouna, M., Corbea, O.C., Rondón-Castillo, A.J. and Placeres-Espinosa, I., 2018. Aislamiento, identificación y evaluación de cepas autóctonas de *Trichoderma* spp. antagonistas de patógenos del suelo. *Revista de Protección Vegetal*, 33, pp. 1-11.
<http://scielo.sld.cu/pdf/rpv/v33n3/2224-4697-rpv-33-03-e02.pdf>
- Samuels, G.J. and Hebbbar, P.K., 2015. *Trichoderma: Identification and agricultural applications*. The American Phytopathological Society Saint Paul, Minnesota, USA: APS Press.
<https://my.apsnet.org/APSSStore/Product-Detail.aspx?WebsiteKey=2661527A-8D44-496C-A730-8CFEB6239BE7&iProductCode=44846> Fecha de consulta: 29 de noviembre de 2022.
- Schoch, C.L., Ciufu, S., Domrachev, M., Hotton, C.L., Kannan, S., Khovanskaya, R., LeipeMcveigh, D.R., O'Neill, K., Robbertse, B., Sharma, S., Soussov, V., Sullivan, J.P., Sun, L., Turner, S. and Karsch-Mizrachi, I., 2020. NCBI

- Taxonomy: a comprehensive update on curation, resources and tools. *Database* 2020, p.baaa062. <http://doi.org/10.1093/database/baaa062>
- Singh, O.P., and Jain, A.K., 2011. *Trichoderma* as Biocontrol Agent for Disease Management. In: Prasad D. and Sharma R. (eds). Potential Plant Protection Strategies. I K International Publishing House. New Delhi. pp. 433-446.
- Singh, S. and Balodi, R., 2021. Bio-management of soil borne pathogens infesting cucumber (*Cucumis sativus* L.) under protected cultivation system. *Biological Control*, 157, pp. 104569. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2021.104569>
- Stefanova, M., Leiva, A., Larrinaga, L.J. and Coronado, M.F., 1999. Actividad metabólica de cepas de *Trichoderma* spp. para el control de hongos fitopatógenos del suelo. *Revista Facultad de Agronomía*, 16, pp. 509-516. <https://produccioncientificaluz.org/index.php/agronomia/article/view/26280>
- Sumida, C.H., Daniel, J.F.S. Araujod, A.P.C.S., Peitl, D.C., Abreu, L.M. Dekker, R.F.H. and Canteri M., 2018. *Trichoderma asperelloides* antagonism to nine *Sclerotinia sclerotiorum* strains and biological control of white mold disease in soybean plants. *Biocontrol Science and Technology*, 28, pp. 142-156. <https://doi.org/10.1080/09583157.2018.1430743>
- Tapwal, A., Thakur, G., Chandra, S. and Tyagi, A., 2015. In-vitro evaluation of *Trichoderma* species against seed borne pathogens. *International Journal of Biological and Chemical Sciences*, 1, pp. 14-19.
- Troian, R.F., Steindorff, A.S., Ramada, M.H.S. Arruda, W. and Ulhoa, C.J., 2014. Mycoparasitism studies of *Trichoderma harzianum* against *Sclerotinia sclerotiorum*: evaluation of antagonism and expression of cell wall-degrading enzymes genes. *Biotechnology Letters*, 36, pp. 2095-2101. <https://doi.org/10.1007/s10529-014-1583-5>
- Vargas-Hoyos, H.A. and Gilchrist, E.R., 2015. Producción de enzimas hidrolíticas y actividad antagónica de *Trichoderma asperellum* sobre dos cepas de *Fusarium* aisladas de cultivos de tomate (*Solanum lycopersicum*). *Revista Mexicana de Micología*, 42, pp. 9-16. <https://scientiafungorum.org.mx/index.php/micologia/issue/view/133>
- Verma, D.K., 2019. Mycrobiology for sustainable Agriculture, soil health, and environmental protection. In: V. Kumar, Verma, D.K. Pandey, A.K. and Srivastava, S. (Eds.). *Trichoderma* spp.: Identification and characterization for phatogenic control and its potential application. Apple Academic Press. USA. pp. 223-258. <https://doi.org/10.1201/9781351247061>
- Vinale, F., Sivasithamparam, K. Ghisalberti, E.L., Marra, R., Barbetti, M.J., Li, H., Woo S.L. and Lorito, M., 2008. A novel role for *Trichoderma* secondary metabolites in the interactions with plants. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 72, pp. 80-86. <https://doi.org/10.1016/j.pmpp.2008.05.005>
- Vinale, F., Sivasithamparam, K.S., Ghisalberti, E.L., Woo, S.L., Nigro, M., Marra, R., Lombardi, N., Pascale, A., Ruocco, M., Lanzuise, E., Manganiello, G. and Lorito, M., 2014. *Trichoderma* secondary metabolites active on plants and fungal pathogens. *The Open Mycology Journal*, 8, pp. 127-139. <https://doi.org/10.2174/1874437001408010127>
- Weindling, R., 1932 *Trichoderma lignorum* as a parasite of other soil fungi. *Phytopathology*, 22(10), pp.837-845.
- Weindling, R., 1934. Studies on a lethal principle effective in the parasitic action of *Trichoderma lignorum* on *Rhizoctonia solani* and other soil fungi. *Phytopathology*, 24, pp. 1153-1179.
- Zelaya-Molina, L.X., Chávez-Díaz, I.F., de los Santos-Villalobos, S., Cruz-Cárdenas, C.I., Ruíz-Ramírez, SS. and Rojas-Anaya, E., 2022. Control biológico de plagas en la agricultura mexicana. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*, 13, pp. 29-79. <https://doi.org/10.29312/remexca.v13i27.3251>
- Zhang, S., Xu, B., Zhang, J. and Gan, Y., 2018. Identification of the antifungal activity of *Trichoderma longibrachiatum* T6 and assessment of bioactive substances in controlling phytopathogens. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 147, pp. 59-66. <https://doi.org/10.1016/j.pestbp.2018.02.006>