



Tropical and Subtropical Agroecosystems

E-ISSN: 1870-0462

ccastro@uady.mx

Universidad Autónoma de Yucatán

México

López-Ferrer, Ursula del Carmen; Brito-Vega, Hortensia; López-Morales, David; Salaya-Domínguez, José Manuel; Gómez-Méndez, Edmundo
PAPEL DE Trichoderma EN LOS SISTEMAS AGROFORESTALES - CACAOTAL COMO
UN AGENTE ANTAGÓNICO
Tropical and Subtropical Agroecosystems, vol. 20, núm. 1, enero-abril, 2017, pp. 91-100
Universidad Autónoma de Yucatán
Mérida, Yucatán, México

Disponible en: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=93950595003>

- Cómo citar el artículo
- Número completo
- Más información del artículo
- Página de la revista en redalyc.org

redalyc.org

Sistema de Información Científica
Red de Revistas Científicas de América Latina, el Caribe, España y Portugal
Proyecto académico sin fines de lucro, desarrollado bajo la iniciativa de acceso abierto



Review [Revisión]

PAPEL DE *Trichoderma* EN LOS SISTEMAS AGROFORESTALES-CACAOTAL COMO UN AGENTE ANTAGÓNICO¹[*Trichoderma* ROLE IN AGROFORESTRY-CACAOTAL SYSTEMS AS AN ANTAGONAL AGENT]

Ursula del Carmen López-Ferrer¹, Hortensia Brito-Vega^{1*},
David López-Morales¹, José Manuel Salaya-Domínguez¹
and Edmundo Gómez-Méndez¹

¹Universidad Juárez Autónoma de Tabasco, División Académica de Ciencias Agropecuarias, Km. 25. Carretera Villahermosa-Teapa, Tel. (993) 3581500 Ext. 6602, 3581585 y 390 27 74. Teapa, Tabasco, México.

E-mails: ursulalopferrer@hotmail.com, brito05@yahoo.com.mx*, lopezmoralesd@hotmail.com, salaya71@hotmail.com, egomezmen@hotmail.com.

*Corresponding author

RESUMEN

Los sistemas agrícolas y agroforestales cacaotales son importantes para la producción de alimentos y conservación de la biodiversidad. Entre esta diversidad existe un grupo de hongos del género *Trichoderma* que presentan efectos antagónicos contra los fitopatógenos y esta acción puede ser aprovechada como una forma de control biológico de patógenos vegetales. En el sistema agroforestal-cacaotal las enfermedades con mayor frecuencia y con mayor impacto en la producción de cacao (*Theobroma cacao*) es la pudrición negra (*Phytophthora* spp.), la escoba de bruja (*Moniliophthora perniciosa*) y la moniliasis (*Moniliophthora roreri*). El objetivo de este trabajo fue realizar un análisis de los principales aspectos teóricos y prácticos sobre el género *Trichoderma* y su rol en los agrosistemas-cacaotales y en agricultura como un agente antagónico. Una de las características microscópicas morfológicas en la delimitación del género, especialmente por la presencia de estructuras llamadas fialides. Los mecanismos antagónicos que utiliza *Trichoderma* spp., se describen como competencia, antibiosis y micoparasitismo. El micoparasitismo está teniendo una relevancia sobre las implicaciones de las enzimas extracelulares como quitinasas, celulasas, β -1-3-glucanasas y proteasas que lisan o digieren las paredes de los hongos en su caso la enfermedad *Moniliophthora roreri*. Este hongo puede inhibir el crecimiento de otros hongos y bacterias mediante la producción de varios metabolitos secundarios volátiles y no volátiles. Por otra parte, participa en la producción de reguladores de crecimiento y estimulación de la división, diferenciación y crecimiento celular en la planta por el agente elicitor. Las especies del género *Trichoderma* que se encuentran comercializadas para el control biológico, promotor de crecimiento y biofertilizante son: *T. viride*, *T. polysporum* y *T. harzianum*. Las especies *T. virens* y *T. harzianum* son con mayor uso para el control antagónico de *M. roreri*, *Phytophthora* spp., y *M. perniciosa* en sistemas agroforestales-cacaotales (*Theobroma cacao* L.) con resultados óptimos al efecto inhibidor para estas enfermedades.

Palabras claves: Agrícola; antibiosis; fitopatógenos; mecanismos antagónicos; metabolitos secundarios.

SUMMARY

Agricultural and cocoa agroforestry systems are important for food production and biodiversity conservation. Among this diversity there is a group of fungi of the genus *Trichoderma* that present antagonistic effects against phytopathogens and this action can be used as a form of biological control of plant pathogens. In the agroforestry-cacao system the diseases with the highest frequency and with the greatest impact on cocoa production (*Theobroma cacao*) are black rot (*Phytophthora* spp.), Broom broom (*Moniliophthora perniciosa*) and moniliasis (*Moniliophthora roreri*). The objective of this work was to perform an analysis of the main theoretical and practical aspects about the genus *Trichoderma* and its role in agriculture as an antagonistic agent. One of the microscopic features in the delimitation of the genus, especially by the presence of structures called phalid. The antagonistic mechanisms used by *Trichoderma* spp. Are described as competition, antibiosis and mycoparasitism. Mycoparasitism is having a relevance on the implications of extracellular enzymes such as chitinases, cellulases, β -1-3-glucanases and proteases that lyse or digest the walls of fungi, *Moniliophthora roreri* disease. This fungus can inhibit the growth of other fungi and bacteria by producing several volatile and non-volatile secondary metabolites. On the other hand, it participates in the production of regulators of growth and stimulation of the division, differentiation and cellular growth in the plant by

¹ Submitted November 24, 2016 – Accepted March 06, 2017. This work is licensed under a [Creative Commons Attribution 4.0 International License](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/)

the elicitor agent. *Trichoderma* species that are commercialized for biological control, growth promoter and biofertilizer are *T. viride*, *T. polysporum* and *T. harzianum*. The *T. virens* and *T. harzianum* species are most used for the antagonistic control of *M. royeri*, *Phytophthora* spp., and *M. perniciosa* in agroforestry-cacao systems (*Theobroma cacao* L.) with optimal results to the inhibitory effect for these diseases.

Key words: Agricultural; antibiosis; phytopathogens; antagonistic mechanisms; secondary metabolites.

INTRODUCCIÓN

La agroforestería es una de las formas de contribuir a la producción de alimentos tanto de animales como del propio ser humano. El sostenimiento de la seguridad alimentaria ha sido la meta principal desde el inicio de la civilización, se ha señalado que el alimento perdurable, pueden ser establecidos únicamente sobre la base de la seguridad ecológica (Mendieta y Rocha, 2007). Los sistemas agroforestales cacaotales son herramientas importantes para la conservación de la biodiversidad, porque tienen diferentes especies y formas de vida vegetal y animal (Beer, 1999, Salgado *et al.*, 2007). Por su estructura estratificada son capaces de proporcionar hábitat, recursos y alimentos a animales y plantas (Guiracocha *et al.*, 2001). La necesidad de encontrar mecanismos que eleven la productividad del campo ha impulsado la búsqueda de estrategias de control de enfermedades agrícolas que sean alternativas eficientes al control químico, y que además implique bajar el riesgo ambiental y sanitario sin arriesgar la salud humana, constituye hoy en día un gran reto para la agricultura y su desarrollo (Zavaleta, 1999; Gallegos *et al.*, 2003). Existe un grupo de hongos que presentan efectos antagónicos contra los fitopatógenos y esta acción puede ser aprovechada como una forma de control biológico de patógenos vegetales. Entre estos microorganismos se encuentran el género *Trichoderma* (Fernández, 2001), de este género destaca la especie *T. harzianum* que desde el siglo XX ha sido la base del estudio conociendo su morfología, diversidad patogenicidad y la utilización como un biocontrolador de enfermedades en otras especies vegetales (Samuels *et al.*, 1999; Romero *et al.*, 2009). El objetivo de este trabajo fue realizar un análisis de los principales aspectos teóricos y prácticos sobre el género *Trichoderma* y su rol en la agricultura y en los sistemas agroforestales-cacaotales, que permita a los lectores disponer de información importante, y que se encuentra dispersa en diferentes fuentes, para la selección y uso de este controlador biológico.

El rol en la agricultura del género *Trichoderma*

El género *Trichoderma* spp., fue descrito por primera vez en 1794 por Person quien clasificó cuatro especies (*T. viride*, *Xylohypha nigresce*, *Sporotrichum aureum* y *Trichotecium roseum*) que actualmente no se consideran relacionadas entre sí, la primera delimitación morfológica de *Trichoderma* spp., la realizó Hartz en 1871, quien enfatizó la importancia y las características microscópicas en la delimitación del

género, especialmente por la presencia de fiálides (Bisset, 1991). Se han descrito alrededor de 40 taxones de *Trichoderma* spp., hasta la fecha (Samuels *et al.*, 1999) de los cuales más de 20 se han descrito para usos agrícolas. Estudios recientes por Torres *et al.*, (2015) encontraron nueve especies de *Trichoderma* identificadas morfológica y molecularmente: *Trichoderma asperellum*, *T. brevicompactum*, *T. harzianum*/H. *lixii*, *T. koningiopsis*/H. *koningiopsis*, *T. longibrachiatum*/H. *sagamiensis*, *T. pleuroticola*, *T. reesei*/H. *jecorina*, *T. spirale* y *T. virens*/H. *virens* aislados en sistemas agroforestales cacaotales en Tabasco, México.

La versatilidad, adaptabilidad y la fácil manipulación de las especies de *Trichoderma* permite tener diferentes roles en la agricultura (Martínez *et al.* 2013). El principal beneficio de *Trichoderma* es el antagonismo con microorganismos patógenos de las plantas (Guedez *et al.*, 2012; Cuervo *et al.*, 2014; Landero *et al.*, 2015; Liu *et al.*, 2016; Youssef *et al.*, 2016), además, ha mostrado influencia en la promoción del crecimiento vegetativo (Youssef *et al.*, 2016; Singh *et al.*, 2016) y, otro efecto favorable, es que induce resistencia a fitopatógenos en las plantas con las que se asocia (Liu *et al.*, 2016).

Trichoderma produce tres tipos de propágulos: hifas, clamidosporas y conidios, las cuales son activas contra fitopatógenos en diferentes fases de ciclo de vida, desde la germinación de la espora hasta la esporulación, además ésta reúne una serie de características en su interacción directa con el patógeno, que, según Harman, (2000) y Howell, (2006), hace de este organismo un buen agente antagonista de hongos causantes de enfermedades en los cultivos (Tabla 1). Todo organismo que se opone de alguna manera a la acción, presencia o supervivencia de otro, se considera que es un organismo antagonista (Infante *et al.*, 2009).

Este género plantea un importante desafío para la sistemática, dado a que las relaciones filogenéticas de muchos de sus miembros todavía no son claras (Rivas y Pavone, 2010). El hongo *Trichoderma* es uno de los agentes de mayor uso en programas de control biológico como reguladores de fitopatógenos (Vinale *et al.*, 2008). Se ha reportado su uso en una diversidad de cultivos de importancia agrícola, como el cacao (*Theobroma cacao* L.) utilizado como un biocida para el biocontrol de *Crinipellis perniciosa* y *M. royeri* que causan enfermedades del cacao (Cuervo *et al.*, 2014).

Tabla 1. El hongo *Trichoderma* como uno de los agentes de mayor uso en programas de control biológico como reguladores de fitopatógenos.

Especie	Cultivo	Acción	Autor
<i>T. Harzianum</i>	<i>B. oleracea</i> var. <i>capitata</i>	Resistencia a <i>Botrytis cinerea</i>	Liu <i>et al.</i> , 2016
	<i>C. papaya</i>	Inhibición de <i>Colletotrichum gloeosporioides</i>	Landero <i>et al.</i> , 2015
	<i>S. lycopersicum</i>	Promotor del crecimiento y control de <i>Rhizoctonia solani</i> <i>Sclerotium rolfsii</i> y <i>Fusarium oxysporum</i>	Youssef <i>et al.</i> , 2016 Guedez <i>et al.</i> , 2012
<i>T. Asperellum</i>	<i>S. lycopersicum</i> , <i>C. annuum</i> y <i>C. pepo</i> .	Mejora la germinación de la semilla y la longitud de la radícula	Singh <i>et al.</i> , 2016
<i>T. Viride</i> y <i>T. Koningii</i>	<i>Gossypium</i>	Inhibición de <i>Rhizoctonia solani</i>	Gajera <i>et al.</i> , 2016
<i>T. Koningiopsis</i>	<i>S. lycopersicum</i>	Supresión de la esporulación en <i>B. cinerea</i>	You <i>et al.</i> , 2016
<i>T. Atroviride</i>	Cítricos	Antagonismo de <i>Guignardia citricarpa</i>	Lima <i>et al.</i> , 2016
	<i>P. vulgaris</i>	Inhibición de <i>Fusarium solani</i> y promotor del crecimiento	Toghueo <i>et al.</i> , 2016
<i>T. longibrachiatum</i>	<i>C. papaya</i>	Inhibición de <i>Colletotrichum gloeosporioides</i>	Landero <i>et al.</i> , 2015
<i>T. Viridescens</i>	<i>T. cacao</i>	Antagonismo de <i>M. roreri</i> y <i>Phytophthora</i>	Cuervo <i>et al.</i> , 2014

Importancia de los agroforestales-cacaotales

La agroforestería es reconocida como un sistema productivo tanto de madera como de alimentos y como un sistema de manejo del suelo, de esta manera se tiene un mejor aprovechamiento de los recursos naturales y la mejora del ecosistema (Palomeque, 2009). El objetivo de la agroforestería es reducir la erosión del suelo, mantenimiento de la fertilidad del suelo, mantenimiento de la cantidad y calidad del agua, retención de carbono, reducción de las emisiones de gases de efecto invernadero, mantenimiento y ordenación de la diversidad biológica en el paisaje agrícola (Mendieta y Rocha, 2007). Los sistemas agroforestales son una forma de uso de la tierra en donde leñosas perennes interactúan biológicamente en un área con cultivos y animales. Así también, los sistemas agroforestales pueden servir a los esfuerzos de conservación dependiendo de los factores como diseño y origen, su permanencia en el paisaje, su ubicación relativa al hábitat natural restante y el grado de conexión dentro del hábitat (Palomeque, 2009).

Los cacaotales son adecuados para reforestar áreas completamente taladas y pueden convertirse en corredores biológicos entre segmentos de selva, permitiendo la repoblación de aves, mamíferos, reptiles y anfibios, entre otros (Ogata, 2007). El cacao es un cultivo que está ligado culturalmente al desarrollo del trópico cálido húmedo de México. El área cultivada a nivel nacional es de aproximadamente 61 562 hectáreas, de estas, 41 000 hectáreas se cultivan en Tabasco y 20 544 hectáreas en Chiapas (SIAP-SAGARPA, 2016). En ambos estados representa una fuente importante de ingresos con el 99.9 % de la producción nacional de tal forma que en Tabasco 36 555 productores dependen económicamente de este cultivo y 11 069 en Chiapas (Avendaño *et al.*, 2011). Sin embargo, actualmente el cacao deja de ser atractivo para los productores porque se enfrenta a problemas fitosanitarios como *Phytophthora* spp., agente causal de la mazorca negra y la pudrición del fruto o mazorca causado por el hongo *Moniliophthora roreri* y que es considerada como una de las enfermedades más destructiva en América Latina (SIAP-SAGARPA, 2016).

Plagas y Enfermedades en el sistema agroforestal-cacaotal

En el sistema agroforestal cacaotal uno de los factores principal son las enfermedades causadas por plagas, bacterias y hongos que afectan al cultivo y su frecuencia son: *Moniliophthora roreri* (100%), *Phytophthora capsici* (67%), *Fusarium* sp. (10.1%), *Colletotrichum gloeosporioides* (3.7%), *Ceratocystis cacaofunesta* (0.9%), *Atta* sp. (33.9%), *Toxoptera aurantii* (11%), ardillas (7.3%), *Xyleborus ferrugineus*, *Xylosandrus morigerus*, *Hypothenemus birmanus*, *Corthylus minutissimus*, *Taurodermus sharpi*, *Hypothenemus interstitialis* (5.5%), *Vanduzeeae segmentata* (5.5%), pájaro carpintero (4.6%), *Selenothrips rubrocinctus* (3.7%), *Clastoptera laenata* (3.7%) y tuzas (3.7%). *Moniliophthora* es el principal factor que afecta la supervivencia del cacao y su biodiversidad (Gómez et al., 2015). Entre los Oomycetes dentro de esta clasificación taxonómica se destacan *Moniliophthora perniciosa* Stahelc conocida con el nombre común la escoba de bruja, la moniliasis provocada por *Moniliophthora roreri* y la pudrición negra por *Phytophthora* spp., estas enfermedades causan la pudrición de mazorcas principalmente.

En el sistema agroforestal-cacaotal identificaron diversos hongos, donde tuvo una mayor frecuencia fueron *Lasiodiplodia theobromae* Griffiths & Maubl. (90%), *Phytophthora palmivora* (85%) y *Colletotrichum gloeosporioides* (70%). No se hallaron aislamientos típicos de *P. tropicalis*. Las enfermedades de mayor incidencia fueron las pudriciones de la mazorca por *P. palmivora* (65%), por *L. theobromae* (55%) y antracnosis por *C. gloeosporioides* (55%). Se detectaron, además, mancha foliar por *Cercospora* sp. (20%) y por *Phomopsis* sp. (10%), chancros del tallo por *P. palmivora* (15%), muerte regresiva por *L. theobromae* (10%) y agallas causadas por *Fusarium decemcellulare* (10%). Este último hongo se asoció por las agallas tipo abanico similar a pequeñas escobas de bruja y se descartó la presencia de *Moniliophthora perniciosa* en Cuba asociada a esta sintomatología (Martínez y Pérez, 2015).

Por otra parte, la pudrición negra y la moniliasis de la mazorca constituyen unas de las enfermedades que con mayor frecuencia se detectan en plantaciones de cacao del país y con mayor impacto en la producción de cacao (*Theobroma cacao*), con pérdidas hasta del 60% de la cosecha (Martínez y Pérez, 2015; Gómez et al., 2015). Son consideradas como unas de las amenazas más grave al suministro mundial de chocolate. Una alternativa al control de estas enfermedades es la utilización del hongo biocontrolador *Trichoderma* spp. (Cordero, 2010; Peabody, 2005). A lo largo de las últimas décadas la infección de cacao cultivado con *Moniliophthora roreri*, conocida comúnmente como moniliasis, ha dificultado la producción del cacao en

América Latina de manera significativa (Seng et al., 2014).

Control de plagas o enfermedades

La agricultura comercial al combate de plagas y enfermedades sigue siendo una cuestión importante; esta actividad representa hasta 20 % o más del costo de producción, dependiendo de la severidad ocasionada. Los plaguicidas y agentes químicos antimicrobianos adquirieron un papel preponderante en la protección de cultivos contra plagas y enfermedades. Sin embargo, la aplicación intensiva y desmedida de los productos químicos ha tenido efectos negativos sobre el ambiente y la calidad de vida de las poblaciones humanas. Asimismo, estos productos se pueden acumular en los alimentos, suelos y aguas, si no se respetan las dosis, intervalos de seguridad y los productos aprobados para un cultivo (Gutiérrez-Ramírez et al., 2013).

El manejo integrado de plagas es un conjunto de técnicas de control que son eficaces desde el punto de vista biológico, ecológico y económico; posibilita y resalta el empleo de elementos naturales para regular poblaciones de plagas o patógenos por debajo del nivel de daño que sería económicamente aceptable. Una de las herramientas del manejo integrado de plagas es el control biológico, que ha adquirido relevancia por la preocupación de la preservación del ambiente y la inocuidad alimentaria (Gutiérrez-Ramírez et al., 2013).

El concepto de control biológico involucra la acción de organismos benéficos sobre organismos patógenos. Van Driesche et al., (2007) y Gutiérrez-Ramírez et al., (2013) definen el control biológico como el uso de enemigos naturales, para disminuir la población de uno o más organismos plagas a densidades menores sea de forma temporal o permanente. El término control biológico, enfatizando en el uso de enemigos naturales para el control de insectos, bacterias y hongos (Rodríguez y Arredondo, 2007). El éxito de esta alternativa de manejo de plagas depende de los enemigos naturales usados, pues constituyen el recurso fundamental sustentable. De lo anterior se origina la importancia de conocer la taxonomía, biología, ecología y el comportamiento del agente de control de interés (Nicholls, 2008; Gutiérrez-Ramírez et al., 2013).

El manejo biológico surge como una alternativa promisorio para el control del fitopatógeno, con resultados exitosos contra un amplio rango de ellos (Fravel, 2005). Estudios realizados durante los últimos años han demostrado el gran potencial de hongos (Krauss y Soberanis, 2003; Suárez y Cabrales, 2008) y bacterias endófitas para el control de la moniliasis. Entre los principales antagonistas se encontraron hongos de los géneros *Trichoderma*, *Lecanicillium*,

Gliocladium y *Paecilomyces*, bacterias de los géneros *Bacillus*, *Pseudomonas* y actinomicetos (Suárez y Rangel, 2013). Dentro de los principales mecanismos de acción que poseen estos agentes de biocontrol están el micoparasitismo, la competencia por nutrientes, la antibiosis, la tolerancia a factores ambientales adversos, la resistencia a plagas y enfermedades, y la promoción de crecimiento vegetal.

Control biológico de *Moniliophthora Roreri*

Moniliophthora roreri fue observada por primera vez en Ecuador en 1916 extendiéndose por todo el país (López, 1987). Posteriormente se diseminó por todo Sudamérica siguiendo la ruta por Centroamérica hasta llegar a México. En marzo de 2005 fue detectada por primera vez en el municipio de Pichucalco, Chiapas, México y posteriormente se encontró en Huimanguillo, Tabasco el mismo año (Phillips-Mora et al., 2009). En México, a causa de este hongo llamado *Moniliophthora roreri* se han registrado pérdidas en las cosechas, e incrementado los altos costos económicos, sociales y ambientales, similar a lo observado en otros países de América Central. Su severa agresividad afecta negativamente la rentabilidad del cultivo al depender en gran parte del manejo de fungicidas químicos, material vegetativo genéticamente resistente, manejo agronómico y cultural, causando pérdidas que oscilan entre el 20 % y 100 % de la producción (SIAP-SAGARPA, 2016). En los estados productores de cacao el poco o nulo manejo de las plantaciones, la edad avanzada de los productores y de las plantaciones, está provocando su abandono y derribo, y como consecuencia la pérdida de la diversidad genética (Avendaño et al., 2011).

Para el control de esta enfermedad se han hecho numerosos estudios en diferentes lugares en México y Latinoamérica, principalmente con microorganismos, especialmente hongos del género *Trichoderma* que ha sido utilizado por su capacidad de parasitar muchos fitopatógenos, el cual actúa mediante la producción de antibióticos, por medio de los cuales inhibe el desarrollo de otros hongos que compiten por espacio o nutrientes como ocurre en flores y frutos con *Botrytis* y *M. roreri* (Villegas, 2005). En el sistema cacaotal se identificaron a nivel molecular y morfológico nueve especies de *Trichoderma*: *T. asperellum*, *T. brevicompactum*, *T. harzianum*/H. *lixii*, *T. koningiopsis*/H. *koningiopsis*, *T. longibrachiatum*/H. *sagamiensis*, *T. pleurotica*, *T. reesei*/H. *jecorina*, *T. spirale* y *T. virens*/H. *virens* aislados en sistemas agroforestales cacaotales en Tabasco (Torres et al., 2015). Villamil et al. (2012), reporta que cepas de *Trichoderma* presentaron 70% a 100% de antagonismo como agentes para el biocontrol de *Moniliophthora roreri* aislados de frutos de cacao y de la rizósfera. En pruebas *in vitro* *T. virens* y *T. harzianum* nativas aisladas del agrosistemas-cacaotal mostraron ser

promisorios agentes antagonísticos contra *M. roreri*, la especie *T. harzianum* produce y secreta ácido noanoico (pelargónico) en un medio de cultivo líquido. El ácido nonanoico fue muy inhibitorio para la germinación de esporas y el crecimiento micelial de patógenos del cacao, principalmente *Crinipellis perniciosus* y *Moniliophthora roreri* (Aneja et al., 2015; Krauss y Soberanis, 2001). Hoyos-Carvajal et al., (2009) reportaron el aumento en la producción de biomasa vegetal, la resistencia bajo condiciones de estrés, productividad e incremento en la absorción de nutrientes en el cultivo de cacao, y especies forestales. Por sus características como promotor del crecimiento en las plantas se utiliza frecuentemente *T. harzianum* como un organismo biofertilizante con diferentes productos comerciales y formulaciones (Moreno-Sarmiento et al., 2007; Youssef et al., 2016).

Mecanismos antagonísticos

Los mecanismos antagonísticos que utiliza *Trichoderma* spp., se describen como competencia, antibiosis y micoparasitismo, sin ser estos mutuamente excluyentes y pudiendo por lo tanto actuar a la vez (Dubos, 1987). La competencia es por nutrientes, por oxígeno y por espacio, es entendida como el desigual comportamiento de dos o más organismos ante un mismo requerimiento, siempre y cuando la utilización del mismo por uno de los organismos reduzca la cantidad disponible para los demás. Un factor esencial para que exista competencia es que se halla en cantidades insuficientes de un elemento, si hay exceso no hay competencia y por último la desactivación de las enzimas de los patógenos (Benítez et al., 2004; Saravanakumar et al., 2016). Sea mediante contacto directo o sin establecer contacto físico alguno, *Trichoderma* spp., puede inhibir el crecimiento de otros hongos y bacterias mediante la producción de varios metabolitos secundarios volátiles y no volátiles como gliotoxina, viridina y gliovirina, a lo que se llama antibiosis (Howell, 1993; Zeilinger et al., 2016). El micoparasitismo puede ser definido como el uso del patógeno como alimento por su antagonista, en el que generalmente se ven implicadas enzimas extracelulares como quitinasas, celulasas, β -1-3-glucanasas y proteasas que lisan o digieren las paredes de los hongos (Benítez et al., 2004; Zeilinger et al., 2016; Saravanakumar et al., 2016; Mallikharjuna et al., 2016). Las cepas de *Trichoderma* más comercializadas para el control biológico, para sistemas agroforestales-cacaotal, sustentables y para otros cultivos de importancia económica, que son *Trichoderma viride*, *T. polysporum* y *T. harzianum*, la cual es la más utilizada y reportada en las investigaciones (Harman, 2000, Ávila et al., 2006, Rojo et al., 2007; Mbarga et al., 2014; Buysens et al., 2016). *Trichoderma* fue aplicado y analizado en plantaciones de cacao, donde el mecanismos de micoparasitismo parcialmente se vio superada por

otros organismos patógenos en su habita y pero aun así presento inhibición 50 a 80 % (Krauss *et al.*, 2013).

La inducción de resistencia sistémica por *Trichoderma* en el hospedero es uno de los mecanismos indirectos de mayor interés en la actualidad (Mukherjee *et al.*, 2013) e involucra cambios celulares en el hospedero, tales como un aumento de depósitos de calosa en el interior de la pared celular y aumento en la actividad peroxidasa y quitinasa (Harman, 2006; Saravanakumar *et al.*, 2016). Otros procesos relacionados con la inducción sistémica contra patógenos del suelo, tal como *F. Oxysporum* f. spp. *Lycopersici* son el confinamiento, la inhibición del patógeno y los cambios histológicos en el hospedero. Estos últimos relacionados con la producción de reguladores de crecimiento y estimulación de la división, diferenciación y crecimiento celular en la planta por el agente elicitor (Hermosa *et al.*, 2013).

La rápida colonización de la rizosfera y de las capas superficiales de las raíces permiten el control biológico y la supresión de los hongos fitopatógenos del suelo, siendo una de las principales características de *T. harzianum*, que por consecuencia de este biocontrol se estimula el crecimiento de las plantas (Harman *et al.*, 2004; Youssef *et al.*, 2016). Además del efecto biocontrolador, varios mecanismos se han propuesto para explicar el efecto promotor del crecimiento, entre ellos, Sutton, (1993), señala que *T. harzianum* produce metabolitos que estimulan el crecimiento y desarrollo vegetal (Tabla 2); Windham, (1986) y Zeilinger *et al.*, (2016), determino la producción de fitohormonas de crecimiento por parte del hongo como el ácido 3-indol acético (AIA) y sus análogos, viéndose favorecido el desarrollo radical.

Tabla 2. Los metabolitos secundarios derivados de *Trichoderma* con funciones en procesos de autoregulación, micoparasitismo, competencia en interacción con la planta (Zeilinger *et al.*, 2016).

Autoreguladores	Micoparasitismo/ competencia/ antimicrobianos	Estimulación de la defensa de las plantas
<ul style="list-style-type: none"> • 1-octen-3-ol • 3-octanone • emodin • pachybasin 	<ul style="list-style-type: none"> • 6-PP • viridin • trichothecenes (trichodermin, harzianum A) • gliotoxin • peptaibols • harzianic acid • siderophores 	<ul style="list-style-type: none"> • harzianolide • 6-PP • peptaibols • trichokonins • harzianic acid

CONCLUSIÓN

Actualmente el género *Trichoderma* es uno de los agentes de mayor uso en programas de control biológico como antagonico y regulador de fitopatógenos en su caso en los sistemas agroforestales-cacaotal. Uno de los mecanismos antagonicos que utiliza *Trichoderma* spp., él que se reportan en las investigaciones es el micoparasitismo, en este mecanismo generalmente se ven implicadas enzimas extracelulares como quitinasas, celulasas, β -1-3-glucanasas y proteasas que lisan o digieren las paredes de los hongos en su caso la enfermedad *Moniliophthora roreri*. Las especies *T. virens* y *T. harzianum* se han reportado su uso en el cacao (*Theobroma cacao* L.) utilizados para el biocontrol de *M. roreri* con resultados óptimos con efecto antagonico para esta enfermedad. Aparte se ha comprobado que *T. harzianum* estimula y mejora el crecimiento de las plantas, lo que puede significar un

posible aumento en los rendimientos y calidad de la mazorca de cacao.

Agradecimiento

Al Programa de Fomento a la Investigación (PFI) de la Universidad Juárez Autónoma de Tabasco, por la beca otorgada para la realización del presente trabajo por medio del proyecto de investigación "Diversidad y caracterización de hongos endófitos en los sistemas agroforestales cacaotales" con clave UJAT-2012-IB-22.

REFERENCIAS

Aneja, M., Thomas, J.G., Prakash, K.H. 2005. *Trichoderma harzianum* produces nonanoic acid, an inhibitor of spore germination and mycelial growth of two cacao pathogens. Physiological and Molecular Plant Pathology,

- 67(6); 304-307.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.pmpp.2006.05.002>
- Avendaño, A.C.H., Villarreal, F.J.M., Campos, R.E., Gallardo, M.R.A., Mendoza, L.A., Aguirre, M.J.F., Sandoval, E.A., Espinosa, Z.S. 2011. Diagnóstico del cacao en México. 1ra edición. Universidad Autónoma Chapingo. Texcoco, Estado de México, México, 80 p.
- Avila Miranda, M., Herrera Estrella, A., Peña Cabrales, J. 2006. Colonization of the rhizosphere, rhizoplane and endorhiza of garlic (*Allium sativum* L.) by strains of *Trichoderma harzianum* and their capacity to control *Allium* white-rot under field conditions. *Soil Biology and Biochemistry*, 38(7): 1823-1830.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.soilbio.2005.11.036>
- Beer, J. 1999. *Theobroma cacao*: un cultivo agroforestal. *Agroforestería en las Américas*, 6(22), 4.
- Benítez, T.; A.M. Rincón; M.C. Limón y A.C. Codón. 2004. Biocontrol mechanisms of *Trichoderma* strains. *International Microbiology*. 7(4): 249-260.
<http://www.im.microbios.org/0704/0704249.pdf>
- Bissett, J. 1991. A revision of the genus *Trichoderma*. II. Infrageneric classification. *Canadian Journal Botany*, 69(11): 2357-2372.
<http://dx.doi.org/10.1139/b91-297>
- Buysens, C., César, V., Ferrais, F., Dupré de Boulois, H., Declerck, S. 2016. Inoculation of *Medicago sativa* cover crop with *Rhizophagus irregularis* and *Trichoderma harzianum* increases the yield of subsequently-grown potato under low nutrient conditions. *Applied Soil Ecology*, 105: 137-143.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.apsoil.2016.04.011>
- Cordero, M.R. 2010. Diversidad de *Trichoderma* spp., en plantaciones de *Theobroma cacao* l. del estado carabobo, venezuela, y su capacidad biocontroladora sobre *Crinipellis pernicios* (stahel) singer/diversity of *Trichoderma* spp. on *Theobroma cacao* l. fields in Carabobo state, venezuela, and its biocontrol capacity on *Crinipellis pernicios* (stahel) singer. *Interciencia*, 35(10): 777-783.
http://www.interciencia.org/v35_10/777.pdf
- Cuervo, J., A., Sánchez, V., Romero, T., Ramirez, M. 2014. *Hypocrea/Trichoderma viridescens* ITV43 with potential for biocontrol of *Moniliophthora roreri* Cif Par, *Phytophthora megasperma* and *Phytophthora capsici*. *African Journal of Microbiology Research*. 8(16), 1704-1712.
<http://dx.doi.org/10.5897/ajmr.2013.6279>
- Dubos, B. 1987. Fungal antagonism in aerial agrobiocenoses. In: Innovative approaches to plant disease control, ed. by I. Chet, pp.107-135. John Wiley and Sons, New York, Ecological and Applied Microbiology.
<http://prodinra.inra.fr/record/106693>
- Fernández-Larrea V.O. 2001. Microorganismos antagonistas para el control fitosanitario. Costa Rica. Manejo Integrado de Plagas. 62:96-100.
- Fravel, D. 2005. Commercialization and implementation of biocontrol. *Annual Review of Phytopathology*. 43:1-23. DOI: 10.1146/annurev.phyto.43.032904.092924
- Gajera, H., Hirpara, D., Katakpara, Z., Patel, S., Golakiya, B. 2016. Molecular evolution and phylogenetic analysis of biocontrol genes acquired from SCoT polymorphism of mycoparasitic *Trichoderma koningii* inhibiting phytopathogen *Rhizoctonia solani* Kuhn. *Infection, Genetics and Evolution*. 45:383-392.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.meegid.2016.09.026>
- Gallegos Morales, G., Cepeda Siller, M., & Olayo Paredes, R. 2003. *Entomopatogenos*. Mexico City. Trillas. México.
- Gómez, E.H., Morales, J.H., Avendaño Arrazate, C.H., Guillen, G.L., Garrido Ramírez, E.R., Nápoles, J.R., Díaz, C.N. 2015. Factores socioeconómicos y parasitológicos que limitan la producción del cacao en Chiapas, México. *Revista Mexicana de Fitopatología*. 33(2):232-246.
<http://rmf.smf.org.mx/Vol3322015/Integrado/Volumen3322015.pdf>
- Guédez, Clemencia, Cañizalez, Luis, Castillo, Carmen, Olivar, Rafael. 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(1):44-49.
http://www.scielo.org.ve/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1315-25562012000100009&lng=es&tln=es
- Guiracocha, G., Harvey, C., Somarriba, E., Krauss, U., Carrillo, E. 2001. Conservación de la biodiversidad en sistemas agroforestales con cacao y banano en Talamanca, Costa Rica. *Agroforestería en las Américas*. 8(30): 7-11.
- Gutiérrez-Ramírez, A., Robles-Bermúdez, A., Santillán-Ortega, C., Ortiz-Catón, M., Cambero-Campos, O.J. 2013. Control

- biológico como herramienta sustentable en el manejo de plagas y su uso en el estado de Nayarit, México. *Revista Bio Ciencias*. 2(3): 102-112.
<http://biociencias.uan.edu.mx/publicaciones/04-03/biociencias4-3-3.pdf>
- Harman, G. 2000. Myths and Dogmas of Biocontrol Changes in Perceptions Derived from Research on *Trichoderma harzianum* T-22. *Plant Disease*. 84(4):377-393.
<http://dx.doi.org/10.1094/pdis.2000.84.4.377>
- Harman, G. 2006. Overview of Mechanisms and Uses of *Trichoderma* spp. *Phytopathology*. 96(2):190-194.
<http://dx.doi.org/10.1094/phyto-96-0190>
- Harman, G., Howell, C., Viterbo, A., Chet, I., Lorito, M. 2004. *Trichoderma* species — opportunistic, avirulent plant symbionts. *Nature Reviews Microbiology*. 2(1):43-56.
<http://dx.doi.org/10.1038/nrmicro797>
- Hermosa R., B. Rubio, M., R. E. Cardoza, C. Nicolas, E. Monte, S. Gutierrez. 2013. The contribution of *Trichoderma* to balancing the costs of plant growth and defense. *International Microbiology*. 16:69-80.
<http://revistes.iec.cat/index.php/IM/article/viewFile/72575/72340>
- Howell, C. 2006. Understanding the Mechanisms Employed by *Trichoderma virens* to Effect Biological Control of Cotton Diseases. *Phytopathology*. 96(2):178-180.
<http://dx.doi.org/10.1094/phyto-96-0178>
- Howell, C., Stipanovic, R., Lumsden, R. 1993. Antibiotic production by strains of *Gliocladium virens* and its relation to the biocontrol of cotton seedling diseases. *Biocontrol Science and Technology*. 3(4):435-441.
<http://dx.doi.org/10.1080/09583159309355298>
- Hoyos-Carvajal, L., Orduz, S., Bissett, J. 2009. Growth stimulation in bean (*Phaseolus vulgaris* L.) by *Trichoderma*. *Biological Control*. 51(3):409-416.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.biocontrol.2009.07.018>
- Infante, D., Martinez, B., Gonzalez, N., Reyes, Y. 2009. Mecanismos de acción de *Trichoderma* frente a hongos fitopatógenos. *Revista de protección vegetal*. 24:14-21.
http://scielo.sld.cu/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1010-27522009000100002
- Krauss, U., Soberanis, W. 2001. Biocontrol of Cocoa Pod Diseases with Mycoparasite Mixtures. *Biological Control*. 22(2):149-158.
<http://dx.doi.org/10.1006/bcon.2001.0956>
- Krauss, U., Hoopen, M., Rees, R., Stirrup, T., Argyle, T., George, A., Arroyo, C., Corrales, E., Casanoves, F. 2013. Mycoparasitism by *Clonostachys byssicola* and *Clonostachys rosea* on *Trichoderma* spp. from cocoa (*Theobroma cacao*) and implication for the design of mixed biocontrol agents. *Biological Control*. 67(3):317-327.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.biocontrol.2013.09.011>
- Krauss, U., Soberanis, W. 2003. Control Biológico de *Monilia (Moniliophthora roreri* (Cif. & Par) para la rehabilitación de cacaotales en América Latina. *Biological Control*. 22(2):149-158.
- Landero Valenzuela, N., Nieto Angel, D., Téliz Ortiz, D., Alatorre Rosas, R., Fredy Ortíz García, C., Orozco Santos, M. 2015. Biological control of anthracnose by postharvest application of *Trichoderma* spp. on maradol papaya fruit. *Biological Control*. 91:88-93.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.biocontrol.2015.08.002>
- Lima, F., Félix, C., Osório, N., Alves, A., Vitorino, R., Domingues, P. 2016. Secretome analysis of *Trichoderma atroviride* T17 biocontrol of *Guignardia citricarpa*. *Biological Control*. 99:38-46.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.biocontrol.2016.04.009>
- Liu, S., Liao, C., Lo, C., Yang, H., Lin, K., Peng, K. 2016. Chrysophanol is involved in the biofertilization and biocontrol activities of *Trichoderma*. *Physiological and Molecular Plant Pathology*. 96:1-7.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.pmpp.2016.06.003>
- López, M.R. 1987. El cacao en Tabasco. Primera edición. Serie Agronomía n°13. Universidad Autónoma Chapingo. 287 p.
- Mallikharjuna Rao, K., Siva Raju, K., Ravisankar, H. 2016. Cultural conditions on the production of extracellular enzymes by *Trichoderma* isolates from tobacco rhizosphere. *Brazilian Journal of Microbiology*. 47(1):25-32.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.bjm.2015.11.007>
- Martínez de la Parte, E., Pérez Vicente, L. 2015. Incidencia de enfermedades fúngicas en plantaciones de cacao de las provincias orientales de Cuba. (Spanish). *Revista de Protección Vegetal*. 30(2):87-96.
- Martínez, B, Infante, D., Reyes, Y. 2013. *Trichoderma* spp., y su función en el control de plagas en los cultivos. *Revista de Protección Vegetal*. 28(1):1-11. Recuperado en 10 de noviembre de 2016, de

- http://scielo.sld.cu/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1010-27522013000100001&lng=es&tlng=es.
- Mbarga, J., Begoude, B., Ambang, Z., Meboma, M., Kuate, J., Schiffers, B. 2014. A new oil-based formulation of *Trichoderma asperellum* for the biological control of cacao black pod disease caused by *Phytophthora megakarya*. *Biological Control*. 77:15-22. <http://dx.doi.org/10.1016/j.biocontrol.2014.06.004>
- Mendieta, L.M., Rocha, M.L.R. 2007. Sistemas agroforestales. Universidad agraria. Managua, Nicaragua. http://www.fao.org/fileadmin/user_upload/training_material/docs/1_RENF08M538.pdf. Consulta: noviembre 2016
- Moreno-Sarmiento, N., Moreno-Rodríguez, L., Uribe-Vélez, D. 2007. Biofertilizantes para la agricultura en Colombia. 38-45.
- Mukherjee, P., Horwitz, B., Herrera-Estrella, A., Schmoll, M., Kenerley, C. 2013. *Trichoderma* Research in the Genome Era. *Annu. Rev. Phytopathol.*, 51(1):105-129. <http://dx.doi.org/10.1146/annurev-phyto-082712-102353>
- Nicholls, E.C.I. 2008. Control biológico de insectos: un enfoque agroecológico. Colombia: Editorial Universidad de Antioquia. 2-124. ISBN 978-958-714-186-3
- Ogata, N. 2007. El Cacao. *Biodiversitas*. 72: 1-5. <http://www.biodiversidad.gob.mx/Biodiversitas/Articulos/biodiv72art1.pdf>.
- Palomeque, F.E. 2009. Sistemas agroforestales. Huehuetán, Chiapas, México. <https://www.socla.co/wp-content/uploads/2014/sistemas-agroforestales.pdf?iv=58>. consulta: noviembre 2016.
- Peabody, E. 2005. Los dos patógenos más devastadores del cacao son parientes cercanos. <https://www.ars.usda.gov/is/espanol/pr/2005/051012.es.htm?pf=1>. US consultado: 03 de febrero 2017
- Phillips-Mora, W., Cerda, R. 2009. Catálogo: enfermedades del cacao en Centroamérica. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, CATIE. Turrialba, Costa, Rica. ISBN: 978-9977-57-501-8
- Rivas, C.M., Pavone, M.D. 2010. Diversidad de *Trichoderma* spp. En plantaciones de *Theobroma cacao* L. del estado Carabobo, Venezuela, y su capacidad biocontroladora sobre *Crinipellis pernicioso* (Stahel) Singer. *Interciencia*, 35(10): 777-783. http://www.interciencia.org/v35_10/777.pdf
- Rodríguez D.B.L.A., Arredondo B.H.C. 2007. Teoría y aplicación del control biológico. Sociedad Mexicana de Control Biológico. 2-67.
- Rojo, F., Reynoso, M., Ferez, M., Chulze, S., Torres, A. 2007. Biological control by *Trichoderma* species of *Fusarium solani* causing peanut brown root rot under field conditions. *Crop Protection*, 26(4):549-555. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cropro.2006.05.006>
- Romero, A.O., Huerta, L.M., Damian, H.M.A., Dominguez, H.F., Arellano, V.D.A. 2009. Características de *Trichoderma harzianum*, como agente limitante en el cultivo de hongos comestibles. *Revista Colombiana de Biotecnología*. 11(2):143-151. <http://www.revistas.unal.edu.co/index.php/biotecnologia/article/view/11759/12297>
- Salgado-Mora, M.G., Macías-Sámamo, J.E., López-Báez, O., Ibarra Núñez, G. 2007. Diversidad arbórea en cacaotales del Soconusco, Chiapas, México. *Interciencia*. 32(11):763-768. <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=33901107>
- Samuels, G.J., Lieckfeldt, E., Nirenberg, H.I. 1999. *Trichoderma asperellum*, a new species with warted conidia, and redescription of *T. viride*. *Sydowia*, 51(1):71-88. http://www.zobodat.at/pdf/Sydowia_51_0071-0088.pdf
- Saravanakumar, K., Yu, C., Dou, K., Wang, M., Li, Y., Chen, J. 2016. Synergistic effect of *Trichoderma*-derived antifungal metabolites and cell wall degrading enzymes on enhanced biocontrol of *Fusarium oxysporum* f. sp. *cucumerinum*. *Biological Control*. 94:37-46. <http://dx.doi.org/10.1016/j.biocontrol.2015.12.001>
- Seng, J., Herrera, G., Vaughan, C. S., McCoy, M. B. 2014. Use of *Trichoderma* fungi in spray solutions to reduce *Moniliophthora roreri* infection of *Theobroma cacao* fruits in Northeastern Costa Rica. *Revista De Biología Tropical*. 62(3):899-907.
- SIAP-SAGARPA, 2016. Sistema producto cacao. Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación (SAGARPA). <http://www.sagarpa.gob.mx/Paginas/default.aspx>. Consulta: noviembre 2016
- Singh, V., Upadhyay, R., Sarma, B., Singh, H. 2016. *Trichoderma asperellum* spore dose depended

- modulation of plant growth in vegetable crops. *Microbiological Research*. 193:74-86. <http://dx.doi.org/10.1016/j.micres.2016.09.002>
- Suárez, L., Cabrales, C. 2008. Identificación de las especies de cepas nativas de *Trichoderma* sp., y *Bacillus* sp., y evaluación de su potencial antagonista in vitro frente al hongo fitopatógeno nativo *M. roreri* en el departamento de Norte de Santander. *Revista de la Universidad Francisco de Paula Santander*. 13:45-56.
- Suárez C.L.Y., Rangel, R.A.L. 2013. Aislamiento de microorganismos para control biológico de *Moniliophthora roreri*. *Acta Agronómica*. 62(1):370-383.
- Sutton, J. 1993. Biocontrol of *Botrytis cinerea* in Strawberry Leaves. *Phytopathology*. 83(6):615. <http://dx.doi.org/10.1094/phyto-83-615>
- Toghueo, R., Eke, P., Zabalgoeazcoa, Í., de Aldana, B., Nana, L., Boyom, F. 2016. Biocontrol and growth enhancement potential of two endophytic *Trichoderma* spp. from *Terminalia catappa* against the causative agent of Common Bean Root Rot (*Fusarium solani*). *Biological Control*. 96:8-20. <http://dx.doi.org/10.1016/j.biocontrol.2016.01.008>
- Torres-De la Cruz, M., Ortiz-García, C., Bautista-Muñoz, C., Ramírez-Pool, J., Ávalos-Contreras, N., Cappello-García, S., De la Cruz-Pérez, A. 2015. Diversidad de *Trichoderma* en el agroecosistema cacao del estado de Tabasco, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 86(4):947-961. <http://dx.doi.org/10.1016/j.rmb.2015.07.012>
- Van Driesche, R.G., Hoddle, M.S., Center, T.D., Ruíz, C.E., Coronada, B.J., Manuel, A.J. 2007. Control de plagas y malezas por enemigos naturales. Washington. U. S. D. A. 3-46. https://www.fs.fed.us/foresthealth/technology/pdfs/VANDRIESCHE_CONTROL_Y_PLAGAS_WEB.pdf
- Villamil, C.J.E., Blanco, V.J.E., Viteri, R.S.E. 2012. Evaluación in vitro de microorganismos nativos por su antagonismo contra *Moniliophthora roreri* Cif & Par en cacao (*Theobroma cacao* L.). *Revista Facultad de Agronomía Medellín*, 65(1): 6305-6315. <http://www.redalyc.org/pdf/1799/179924340002.pdf>
- Villegas, M. 2005. Características generales de *Trichoderma* y su potencial biológico en la agricultura sostenible, http://www.oriusbiotech.com/escrito?nom=Trichoderma_pers._Caracter%C3%ADsticas_generales_y_su_potencial_biol%C3%B3gico_en_la_agricultura_sostenible. Consulta: Noviembre 2016.
- Vinale, F., Sivasithamparam, K., Ghisalberti, E., Marra, R., Woo, S., Lorito, M. 2008. *Trichoderma*–plant–pathogen interactions. *Soil Biology and Biochemistry*. 40(1):1-10. <http://dx.doi.org/10.1016/j.soilbio.2007.07.002>
- Windham, M. 1986. A Mechanism for Increased Plant Growth Induced by *Trichoderma* spp. *Phytopathology*. 76(5): 518. <http://dx.doi.org/10.1094/phyto-76-518>
- You, J., Zhang, J., Wu, M., Yang, L., Chen, W., Li, G. 2016. Multiple criteria-based screening of *Trichoderma* isolates for biological control of *Botrytis cinerea* on tomato. *Biological Control*. 101:31-38. <http://dx.doi.org/10.1016/j.biocontrol.2016.06.006>
- Youssef, S., Tartoura, K., Abdelraouf, G. 2016. Evaluation of *Trichoderma harzianum* and *Serratia proteamaculans* effect on disease suppression, stimulation of ROS-scavenging enzymes and improving tomato growth infected by *Rhizoctonia solani*. *Biological Control*. 100:79-86. <http://dx.doi.org/10.1016/j.biocontrol.2016.06.001>
- Zavaleta, M. E. 1999. Alternativas de manejo de las enfermedades de las plantas. *Terra Latinoamericana*. 17(3):201-207. <http://www.redalyc.org/pdf/573/57317304.pdf>
- Zeilinger, S., Gruber, S., Bansal, R., Mukherjee, P. 2016. Secondary metabolism in *Trichoderma* – Chemistry meets genomics. *Fungal Biology Reviews*. 30(2):74-90. <http://dx.doi.org/10.1016/j.fbr.2016.05.001>