

El género *Trichoderma* una herramienta agrobiotecnológica

The *Trichoderma* genus an agrobiotechnological tool

LÓPEZ-CALVA, Verónica Lizbeth¹, VILLA-GARCIA, Matilde¹, QUEZADA-SALINAS, Andrés², MENDOZA-MENDOZA, Artemio³ y ANDUCHO-REYES, Miguel Ángel¹

¹Universidad Politécnica de Pachuca, México

²Dirección General de Sanidad Vegetal. Centro Nacional de Referencia Fitosanitaria. México.

³ University.Nueva Zelanda, Bio-Protection Research Centre. Lincoln

ID 1^{er} Autor: *Verónica Lizbeth, López-Calva* / **ORC ID:** 0000-0002-8196-0016, **CVU CONACYT ID:** 858292

ID 1^{er} Coautor: *Matilde, Villa-García* / **ORC ID:** 0000-0002-1115-6612, **CVU CONACYT ID:** 234139

ID 2^{do} Coautor: *Andrés, Quezada-Salinas* / **ORC ID:** 0000-0002-6476-5251, **CVU CONACYT ID:** 44660

ID 3^{er} Coautor: *Artemio, Mendoza-Mendoza* / **ORC ID:** 0000-0002-1532-3406, **CVU CONACYT ID:** 36731

ID 4^{to} Coautor: *Miguel Angel, Anducho-Reyes* / **ORC ID:** 0000-0003-2401-6608, **CVU CONACYT ID:** 89678

V.Calva, M. Villa, A. Quezada, A. Mendoza y M. Anducho

anducho@upp.edu.mx

F. Trejo, (Dr.). Ciencias Biológicas y de la Salud, Proceedings-©ECORFAN-México, Pachuca, 2018.

Abstract

Agriculture is one of the main axes on which the economy of a country develops, both in the economic ambit and food security. It is therefore, phytosanitary diseases must be controlled to maintain the quality and abundance of food. To achieve this, producers often resort to the use of chemical fertilizers and pesticides, however, the environmental pollution caused by the excessive use of these, has led to focus efforts on the development new alternatives friendly to the environment, one of which is biological control, which uses living organisms to suppress populations and activities of one or more pathogens. One of the biocontrol agents widely recognized is the genus *Trichoderma*. This group of ascomycetes fungi interacts with the roots of the plants providing protection against pathogens and improving their growth. In this chapter, this microorganism is referred to as a useful agrobiotechnological tool, as well as its application in bioremediation and source of microbial enzymes.

Trichoderma, Biocontrol, Metabolitos secundarios, Biorremediación

1. Introducción

La agricultura constituye una de las principales actividades económicas en el mundo, a partir de la cual se obtienen alimentos que desempeñan un papel clave para lograr la seguridad alimentaria y mejorar la nutrición. Sin embargo, actualmente enfrenta diversos retos para obtener una mayor productividad, uno de estos retos son las enfermedades causadas por fitopatógeno, las cuales generan pérdidas significativas en el rendimiento de diversos cultivos, por lo que la protección vegetal y particularmente la sanidad vegetal, se ha enfocado en su manejo para mantener la calidad y abundancia de los alimentos, utilizando diversos enfoques para prevenir, mitigar o controlar las mismas (Pal & McSpadden, 2006; ONU, 2018).

Más allá de buenas prácticas agronómicas y hortícolas, los productores a menudo dependen en gran medida de fertilizantes y pesticidas químicos. Sin embargo, la contaminación ambiental causada por el uso excesivo e inadecuado de estos insumos, su presencia en el ambiente y la selección de patógenos resistentes a los mismos, ha llevado a generar diversas estrategias alternativas como el control biológico (Benítez et al., 2004).

El término "Control Biológico" se ha utilizado en diferentes campos de la biología para definir la utilización deliberada de organismos vivos introducidos o residentes, con el objetivo de suprimir la actividad y la población de uno o más patógenos de plantas (Pal & McSpadden, 2006). Desde los primeros estudios en esta temática, hasta la actualidad, uno de los microorganismos con mayor aplicación en el control biológico ha sido el género *Trichoderma*, debido a su alto porcentaje de control, capacidad reproductiva, adaptabilidad ecológica, altas tasas de crecimiento *in vitro* e *in vivo* y su efecto favorable en la respuesta sistémica de las plantas, siendo el agente de biocontrol más utilizado entre los hongos antagonistas (Monte, 2001; Infante et al., 2009).

La primera descripción que se realizó para el género de *Trichoderma* se remonta a 1794 por Persoon. A partir de entonces, nuevas especies de *Trichoderma* fueron descritas, comprendiendo más de 200 filogenéticamente definidas para el año 2013. Actualmente se encuentra clasificado taxonómicamente de la siguiente manera: (Jangir et al., 2017; Atanasova et al., 2013; Persoon, 1794)

Reino Mycetae: (Fungi)

División: *Ascomycotina*

Subdivisión: *Pezizomycotina*

Clase: *Sordariomycetes*

Orden: *Hypocreales*

Familia: *Hypocraceae*

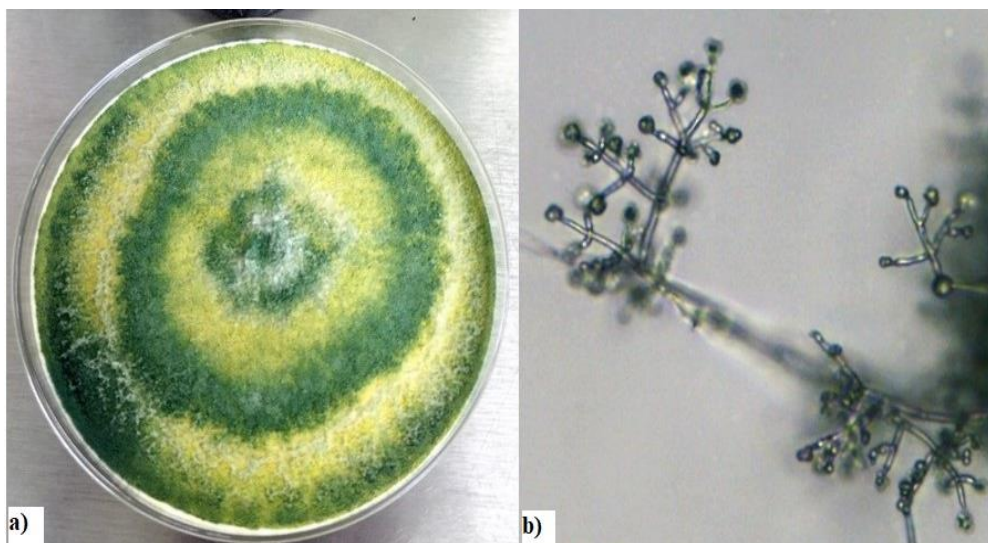
Género: *Trichoderma*

2. Características de *Trichoderma*

Las especies del género de *Trichoderma* son colonizadores ubicuos que tienen la capacidad de asimilar gran variedad de sustratos (Kubicek et al., 2003; Cázares-García et al., 2013). Estos frecuentemente son aislados de suelos, madera, materia orgánica en descomposición y dentro de los tejidos de raíces de diversas plantas (Harman et al., 2004; Błaszczuk et al., 2011). Para su aislamiento e identificación en medios de cultivo sintéticos se consideran características macroscópicas que incluye un crecimiento acelerado de micelio con la presencia de anillos concéntricos de coloraciones, blancas, amarillas y verdes, mientras que el reverso de las colonias es usualmente amarillo, ámbar o incoloro; así mismo, generan una gran cantidad de esporas y en algunas ocasiones presentan olores dulces a coco (Figura 1.1 a).

Entre las características microscópicas relevantes para este género, está la presencia de conidióforos hialinos, altamente ramificados que usualmente emergen en un ángulo de 90° respecto a la ramificación principal con estructura piramidal, fiálides ensanchadas de la parte central en forma de “botella” que pueden ser cilíndricas o subglobosas y se encuentran de forma simple o en grupos; hifas vegetativas ramificadas, lisas, hialinas y septadas (Figura 1.1b). Mientras que en cultivo sumergido produce clamidosporas cuya ventaja es su menor vulnerabilidad, resistencia al estrés ambiental, mayor potencial de inóculo en comparación con conidios y una vida útil más larga (Torres-De la Cruz et al., 2015; Jangir et al., 2017). Las condiciones óptimas para su crecimiento en laboratorio son: temperatura, en un intervalo entre 25-35°C, siendo la óptima 25°C; humedad relativa, del 20 al 80%, con un óptimo de 70% y pH; de 6 a 6.5 (Shukla et al., 2014).

Figura 1.1 Características morfológicas coloniales y microscópicas de *Trichoderma*. Observación realizada con un microscopio de contraste de fases 40X



a) Colonia de *Trichoderma* sp. en medio PDA (Papa-Dextrosa- Agar), aislado de la rizosfera de trigo en el Valle del Mezquital, Hidalgo. b) Cuerpos fructíferos de *Trichoderma* spp. Observación realizada con un microscopio de contraste de fases 40X.

Fuente: Elaboración Propia

3. *Trichoderma* en la agrobiotecnología

Las diferentes especies de *Trichoderma* logran la colonización de un hábitat determinado, para lo cual ejercen mecanismos de control por competencia directa, producción de metabolitos y enzimas, aumento en la resistencia sistémica, producción de sustancias promotoras del crecimiento vegetal y micoparasitismo. A continuación, se describen cada uno de ellos (Schuster & Schmoll, 2010; Rai et al., 2016).

3.1 Competencia

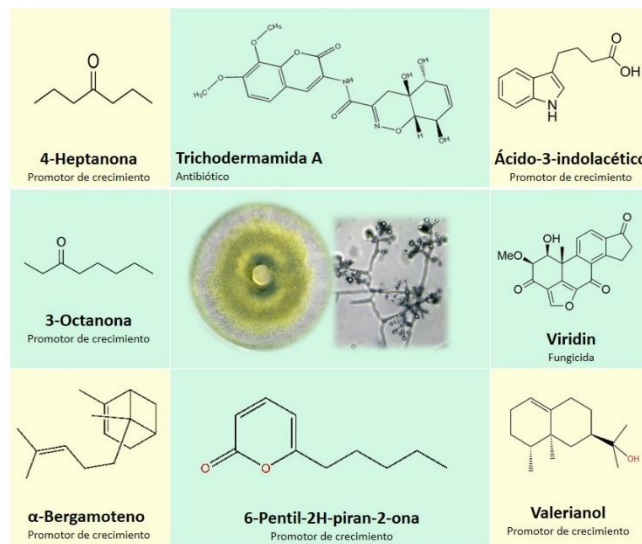
La competencia por espacio y/o nutrientes en la rizosfera de la planta, ha sido considerada como uno de los mecanismos de biocontrol del género *Trichoderma* debido a que son capaces de colonizar la superficie de la raíz, penetrando en ella por los espacios intercelulares hasta la primera o la segunda capa de células (Saravanakumar et al., 2017).

Tiene una rápida tasa de desarrollo, lo que hace que sea un fuerte competidor por espacio a la hora de colonizar la rizosfera, además presenta resistencia a metabolitos generados por otras especies (plantas, bacterias y hongos), compuestos fenólicos, y tóxicos como herbicidas, fungicidas y antibióticos (Harman et al., 2004). Por otra parte, posee la capacidad de movilizarse y tomar los nutrientes del suelo, ejemplo de esto es la absorción del hierro por la producción de sideróforos altamente eficientes que funcionan como agentes quelantes (Sun et al., 2016). Además, es muy versátil para utilizar diversos sustratos como fuente de carbono y nitrógeno, permitiendo su rápida proliferación en un medio (Rai et al., 2016).

3.2 Producción de metabolitos secundarios

Con el fin de sobrevivir y competir en su nicho ecológico, *Trichoderma* posee la capacidad de producir diversos metabolitos secundarios, como micotoxinas y más de 100 moléculas no polares y volátiles de bajo peso molecular con actividad antibiótica, tales como pironas, policétidos, terpenos, butenolidas, auxinas, esteroides y metabolitos derivados de aminoácidos, además de compuestos heterocíclicos e isocianuros (Jeleń et al., 2013). También produce un impresionante repertorio de compuestos no volátiles, que comprenden algunos alcaloides y un número importante de antibióticos peptídicos (Figura 1.2). Cabe mencionar, que para la regulación de la producción de los metabolitos secundarios *intervienen* diferentes factores ambientales como lo son: pH, nutrientes, luz e impacto por lesiones mecánicas (Sivasithamparam & Ghisalberti 1998; Vinale et al., 2008).

Figura 1.2 Ejemplos de metabolitos secundarios producidos por *Trichoderma*. Estructuras químicas de metabolitos secundarios producidos por *Trichoderma*. (Nieto-Jacobo et al., 2017; Jeleń et al., 2013; Garnica-Vergara et al., 2016).



Fuente: Elaboración Propia

3.3 Resistencia sistémica en plantas

El género *Trichoderma* ha demostrado ser simbiote de plantas, colonizando sus raíces y generando factores de comunicación químicos que inducen la invasión de las capas externas de la raíz (corteza) por las hifas del hongo (Yedidia et al., 1999). Durante este proceso se induce la resistencia al ataque de patógenos e interacciones sistémicas dentro de la misma; es decir, durante la penetración se estimula el sistema de defensa de la planta, lo que ocasiona un incremento en la producción de enzimas como la quitinasa, glucanasa y enzimas asociadas con la síntesis de fitoalexinas. Aunque *este ascomiceto* está restringido a las raíces, el follaje se vuelve resistente a las enfermedades (Tabla 1.1) (Yedidia et al., 2003; Harman et al., 2004).

La fisiología básica de los cambios en las plantas por *Trichoderma* es originada por una amplia gama de factores de comunicación química, en donde la respuesta particular puede alterarse a medida que cambian estos factores. Por otra parte la interacción con las raíces de las plantas crea un estado de sensibilización en ellas, que les permiten responder de manera más eficiente al ataque de patógenos, la cual se hace evidente con la reducción de síntomas de la enfermedad y la potenciación sistémica de la expresión de genes relacionados con la defensa (Yedidia et al., 2003; Shoresh et al., 2005; Shoresh & Harman, 2006).

Ejemplo de esto se encuentra en el cultivo de pepino (*Cucumis sativus*), en donde estudios recientes demostraron que la vía principal de transducción de señales de *Trichoderma*, es inducida por ácido jasmónico y etileno confiriéndole resistencia sistémica inducida a la planta de pepino (Djonovic et al., 2007). Así mismo Saravanakumar et al., (2016), sugieren que las hidrolasas, *Thph1* y *Thph2*, de *Trichoderma harzianum*, están relacionadas en la inducción de la resistencia sistémica para enfermedades foliares en el maíz. En otros estudios se ha evaluado la resistencia sistémica inducida por *Trichoderma asperelloides* a plantas de *Arabidopsis thaliana* contra *Pseudomonas syringae* mostrando un aumento en la expresión de un conjunto de 137 genes de la planta relacionados con las respuestas de defensa (Brotman et al., 2012).

Tabla 1.1 Especies de *Trichoderma* con actividad antagonista a patógenos de plantas

Microorganismo	Patógeno	Planta	Porcentaje control	de Referencia
<i>T. koningii</i>	<i>Rhizoctonia solani</i>	Algodón	88.12%	Gajera et al, 2016
<i>Trichoderma sp.</i>	<i>Pythium aphanidermatum</i>	Frijol	82.86%	Kamala & Indira, 2011
<i>T. viride</i>	<i>Rhizoctonia solani</i>	Algodón	85.34%	Gajera et al, 2016
<i>T. asperellum</i>	<i>Fusarium oxysporum</i>	Pepino	86.34%	Chaverri et al, 2015
<i>T. asperellum</i>	<i>Pythium aphanidermatum</i>	Tomate	40.00%	Kipngeno et al, 2015
<i>T. asperellum</i>	<i>Phytophthora megakarya</i>	Cacao	90.00%	Mbarga et al, 2014
<i>T. asperellum, T. harzianum, T. ghanense</i>	<i>Fusarium oxysporum</i>	Tomate	48.30%	Debbi et al, 2018
<i>T. asperellum</i>	<i>Fusarium verticillioides</i>	Maíz	58.00%	Ferrigo et al, 2014
<i>T. atroviride</i> y <i>T. harzianum</i>	<i>Rhizoctonia solani</i>	Frijol	50.00%	Gal-Hemed et al, 2011
<i>T. asperellum</i>	<i>Fusarium graminearum</i>	Maíz	92.30%	Saravanakumar et al, 2017
<i>T. longibrachiatum</i>	<i>Sphaerotheca fuliginea</i>	Melón	No reportado	Martínez et al, 2001

Fuente: Elaboración Propia

3.4 Promotor de crecimiento vegetal

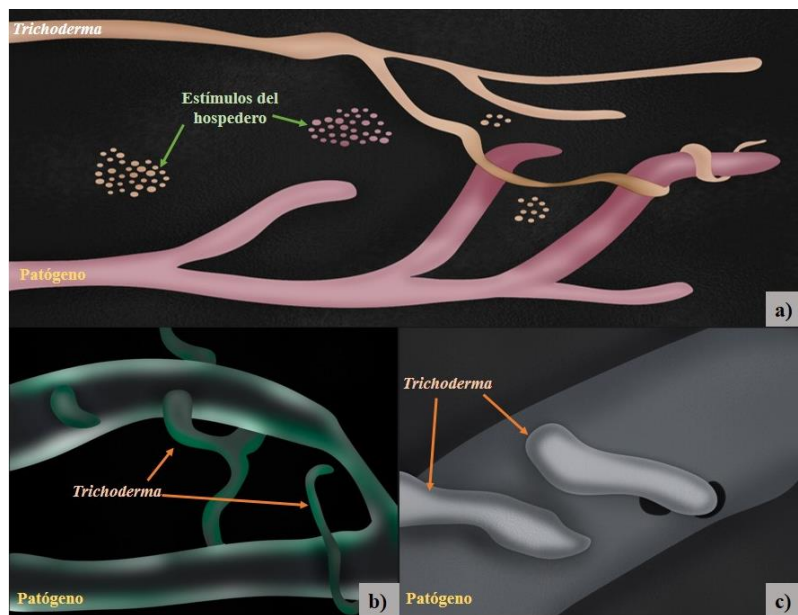
Las especies del género *Trichoderma* mejoran el crecimiento de las plantas, favoreciendo el desarrollo de la raíz, la captación de nutrientes y la resistencia al estrés abiótico, mejorando su productividad en campo hasta en un 300% (Bae et al., 2009). Esto debido a la producción de fitohormonas (auxinas y citoquininas), la solubilidad y el aumento en la disponibilidad de fosfatos, micronutrientes y minerales tales como hierro, manganeso y magnesio (Contreras-Cornejo et al., 2011). Igualmente mejora el verdor de las plantas, dando lugar a mayores tasas en la fotosíntesis por la formación de sustancias como ácido indol acético, ácido antranílico y ácido giberélico (Harman et al., 2004; Harman, 2006).

3.5 Micoparasitismo

El micoparasitismo es el tipo de interacciones biotróficas en el que los organismos se benefician a expensas de otros hongos, teniendo la capacidad de antagonizar, parasitar o incluso matar al hospedante (Figura 1.3). En este mecanismo pueden actuar los fenómenos de antibiosis y competencia, ocurriendo en cuatro etapas: Crecimiento quimiotrófico; donde *Trichoderma* crece en respuesta a algún estímulo de la hifa del hospedante o hacia un gradiente de químicos producidos por el mismo (Figura 1.3a) (Druzhinina et al., 2011).

Reconocimiento: en esta etapa las hifas de *Trichoderma* detectan la presencia de un posible huésped en el medio mediante lectinas específicas (Figura 1.3b). Adhesión o enrollamiento y Actividad lítica: en la cual el hongo crece rodeando al patógeno, posteriormente genera la formación de ovillos y apresorios, cuya función es la de atravesar la pared celular del hongo para favorecer la penetración de sus hifas las cuales utilizarán el contenido intracelular del hospedante a su favor. Esta etapa se encuentra acompañada de la producción de enzimas líticas extracelulares, fundamentalmente quitinasas, glucanasas y proteasas las cuales favorecen la ruptura de la pared celular (Figura 1.3c) (Samolski et al., 2009; Kubicek et al., 2011; Druzhinina et al., 2011).

Figura 1.3 Diagrama general de micoparasitismo realizado por *Trichoderma*.



a) Crecimiento quimiotrófico; *Trichoderma* crece en respuesta a estímulos de la hifa del hospedero, **b)** Reconocimiento; Las hifas de *Trichoderma* detectan la presencia de un posible huésped mediante lectinas específicas, **c)** Adhesión o enrollamiento y Actividad lítica; *Trichoderma* crece rodeando al patógeno y penetra al hospedero con la formación de apresorios y la producción de enzimas líticas extracelulares.

Fuente de Consulta: Propia

4. *Trichoderma* otros usos

La acción benéfica de *Trichoderma* no se limita a la lucha contra los patógenos; también se utiliza como promotor del crecimiento vegetal, para la biorremediación, y en la producción de enzimas y metabolitos de importancia industrial (Yedidia et al., 1999; Shores et al., 2010).

4.1 Biorremediación

Es bien conocido que *Trichoderma* es resistente a una amplia variedad de compuestos tóxicos como metales pesados, compuestos organometálicos, efluentes de curtiduría y productos químicos nocivos como el cianuro. Esta propiedad hace que este hongo sea un género empleado en la biorremediación para la eliminación de contaminantes tóxicos (Mohsenzadeh & Shahrokh, 2014; Hasan et al., 2016).

Entre los reportes que tiene *Trichoderma* a diferentes compuestos tóxicos, se encuentra la tolerancia al naftaleno (NAPH) y fenantreno (PHE), así mismo este ascomiceto favorece la degradación de plaguicidas en el suelo como, clordano, lindano y dicloro difenil tricloroetano, por lo que es útil para la remediación de sitios contaminados con plaguicidas (Lynch & Moffat, 2005; Hatvani et al., 2006).

Ciertas especies de *Trichoderma* han sido reportadas por tolerar y acumular varios metales pesados como el cobre, zinc, cadmio, níquel y arsénico en condiciones de laboratorio. Así mismo tiene la capacidad de aumentar la absorción de nitratos y otros iones en la raíz facilitando la adsorción de diversos metales tóxicos y metaloides que promueven la actividad de fitoextracción (Asha et al., 2012).

Algunos mecanismos de *Trichoderma* para la tolerancia a los metales, es la inducción en la producción de raíces de la planta de manera abundante que facilitan la hiperacumulación de tóxicos, lo cual de alguna manera la protegen contra el daño oxidativo por una mayor eficiencia en la captación de los nutrientes. Un ejemplo de esta actividad se observa con *T. harzianum* el cual desintoxica de cianuro de potasio y a su vez promueve el crecimiento de la raíz del helecho *Pteris vittata* (Lynch & Moffat, 2005; Mohsenzade et al., 2012).

4.2 Enzimas de *Trichoderma* en la industria

Trichoderma tiene un gran potencial en la producción de enzimas celulasas, xilanasas, proteasas y β -1,3-glucanasas (Verma et al. 2007), en este rubro la especie más estudiada de *Trichoderma* para la producción de enzimas es *T. reesei*. Debido a su capacidad en la producción de una mezcla eficiente de enzimas celulolíticas. A pesar de que otros hongos también producen estas actividades, que en algunos casos presentan propiedades superiores, este microorganismo es todavía utilizado casi exclusivamente por la industria, ya que la tecnología para su uso cuenta con setenta años de experiencia (Bischof et al., 2016; Druzhinina & Kubicek, 2016).

Como productor de celulasas, *T. reesei* hoy en día se centra en la optimización para la producción de bioetanol a partir de material de desecho celulósico. Sin dejar de lado las aplicaciones en la industria papelera y textil (Kumar et al., 2008).

Con su larga historia en la producción de enzimas a escala industrial, *Trichoderma* también ha sido utilizado para la producción de aditivos de alimentos y productos relacionados (Blumenthal, 2004), por ejemplo, varias pectinasas, celulasas, hemicelulasas se aplican para mejorar la producción de zumo de frutas y en la cocción, malteado y producción de alcohol de grano. De igual manera se ha sugerido el uso de estas enzimas, como conservadores de alimentos debido a su efecto antifúngico y en pasta dental para evitar la acumulación de placa (Galante et al., 1998).

Dado lo anterior, el género *Trichoderma* ha sido durante muchas décadas una excelente herramienta agrobiotecnológica, además de su uso en diferentes industrias y en la bioremediación (Schuster & Schmoll, 2010).

Actualmente el grupo de trabajo Aprovechamiento Integral de Recursos Bióticos (AIRB) de la Universidad Politécnica de Pachuca, evalúa cepas autóctonas de *Trichoderma* aisladas del municipio de Mixquiahuala, Hidalgo, las cuales pueden ser potencialmente útiles en el biocontrol del carbón de la espiga, enfermedad que ha generado pérdidas en la producción del maíz de hasta un 50%.

5. Conclusión

Durante décadas el género de *Trichoderma* ha demostrado su efectividad ante enfermedades fitosanitarias, además de mejorar el crecimiento de los cultivos. Sin embargo, se requiere profundizar en su estudio, además de obtener nuevos aislados con propiedades que presenten ventajas de aplicación en lugares específicos, es por esta razón que la investigación básica y aplicada continua para este ascomiceto.

6. Referencias

Asha S., Manna MC., Asit M., Subba Rao A., Jyoti T., 2012. Exploring bioaccumulation efficacy of *Trichoderma viride*: an alternative bioremediation of cadmium and lead. *National Academy Science Letters*. 3: 299-302.

Atanasova L., Druzhinina IS., Jaklitsch WM. 2013. Two hundred *Trichoderma* species recognized on the basis of molecular phylogeny. En: *Trichoderma* biology and applications. Mukherjee PK, Horwitz BA, Singh US, Mukherjee M, Schmoll M. Wallingford, UK: CABI. pp. 10-42.

Bae H., Sicher RC., Kim MS., Kim S., Strem MD., Melnick RL., Bailey BA. 2009. The beneficial endophyte *Trichoderma hamatum* isolate DIS 219b promotes growth and delays the onset of the drought response in *Theobroma cacao*. *Journal of Experimental Botánica*. 60: 3279-3295.

- Benítez T., Rincón AM., Limón MC. 2004. Biocontrol mechanisms of *Trichoderma* strains. *International Microbiology*. 7: 249-60.
- Bischof R. H., Ramoni J., Seiboth B. 2016. Cellulases and beyond: the first 70 years of the enzyme producer *Trichoderma reesei*. *Microbial Cell Factories*. 15: 106.
- Błaszczak L., Popiel D., Chelkowski J., Koczyk G., Samuels GJ, Sobieralski K., Siwulski M. 2011. Species diversity of *Trichoderma* in Poland. *Journal of Applied Genetics*. 52: 233-243.
- Blumenthal CZ. 2004. Production of toxic metabolites in *Aspergillus niger*, *Aspergillus oryzae*, and *Trichoderma reesei*: justification of mycotoxin testing in food grade enzyme preparations derived from the three fungi. *Regulatory Toxicology and Pharmacology*. 39: 214-28.
- Brotman Y., Lisek J., Meret M., Chet I., Willmitzer L., Viterbo A. 2012. Transcript and metabolite analysis of the *Trichoderma* induced systemic resistance response to *Pseudomonas syringae* in *Arabidopsis thaliana*. *Microbiology*. 158:139-46.
- Cázares-García SV., Vázquez-Garcidueñas MS., Vázquez-Marrufo G. 2013. Structural and phylogenetic analysis of laccases from *Trichoderma*: A bioinformatic approach. *Plos One*. 8: 55295.
- Chaverri P., Branco-Rocha F., Jaklitsch W., Gazis R., Degenkolb T., Samuels GJ. 2015. Systematics of the *Trichoderma harzianum* species complex and the re-identification of commercial biocontrol strains. *Mycology*. 107: 558-590.
- Contreras-Cornejo HA., Macías-Rodríguez L., Beltrán-Peña E., Herrera-Estrella A., López-Bucio J. 2011. *Trichoderma* induced plant immunity likely involves both hormonal and camalexin dependent mechanisms in *Arabidopsis thaliana* and confers resistance against necrotrophic fungus *Botrytis cinerea*. *Plant Signaling & Behavior*. 6: 1554-1563.
- Debbi A., Bouregghda H., Monte E., Hermosa R. 2018. Distribution and genetic variability of *Fusarium oxysporum* associated with tomato diseases in Algeria and a biocontrol strategy. *Frontiers in Microbiology*. 9: 282.
- Djonović S., Vargas W.A., Kolomiets MV., Horndeski M., Wiest A., Kenerley CM. 2007. A proteinaceous elicitor Sm1 from the beneficial fungus *Trichoderma virens* is required for induced systemic resistance in maize. *Plant Physiology*. 145: 875-889.
- Druzhinina ES., Seidl-Seiboth V., Herrera-Estrella A., Horwitz BA., Kenerley CM., Monte E., Mukherjee PK., Zeilinger S., Grigoriev IV., Kubicek CP. 2011. *Trichoderma*: the genomics of opportunistic success. *Nature Reviews Microbiology*. 9: 749-759.
- Druzhinina IS & Kubicek CP. 2016. Familiar Stranger: Ecological genomics of the model saprotroph and industrial enzyme producer *Trichoderma reesei* breaks the stereotypes. *Advances in Applied Microbiology*. 95: 69-147.
- Ferrigo D., Raiola A., Rasera R. 2014. *Trichoderma harzianum* seed treatment controls *Fusarium verticillioides* colonization and fumonisin contamination in maize under field conditions. *Crop Protection*. 65: 51-56.
- Gajera HP., Hirpara DG., Katakpara ZA. 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.
- Galante YM., Conti A., Monteverdi R. 1998. Application of *Trichoderma* Enzymes in Textile Industry. En: Harman, G.F. and Kubicek, C.P., Eds., *Trichoderma and Gliocladium*. Vol. 2, Enzymes, Biological Control and Commercial Applications, Taylor and Francis. London. pp 311-326.

- Gal-Hemed, I., Atanasova, L., Komon-Zelazowska, M., Druzhinina, Viterbo, A., Yarden, O. 2011. Marine isolates of *Trichoderma* spp. as potential halotolerant agents of biological control for arid-zone agriculture. *Applied and Environmental Microbiology*. 77: 5100-5109.
- Garnica-Vergara A., Barrera-Ortiz S., Muñoz-Parra E., Raya-González J., Méndez-Bravo A., Macías-Rodríguez L., Ruíz-Herrera LF., López-Bucio J. 2016. The volatile 6-pentyl-2H-pyran-2-one from *Trichoderma atroviride* regulates *Arabidopsis thaliana* root morphogenesis via auxin signaling and ethylene insensitive 2 functioning. *The New phytologist*. 209: 1496-512.
- Harman GE., Howell CR., Viterbo A., Chet I., Lorito M. 2004. *Trichoderma* species opportunistic, avirulent plant symbionts. *Nature Reviews Microbiology*. 2: 43-56.
- Harman GE. 2006. Overview of mechanisms and uses of *Trichoderma* spp. *Phytopathology*. 96: 190-194.
- Hasan S. 2016. Potential of *Trichoderma* sp. in Bioremediation: a review. *Journal of Basic and Applied Research International*. 3: 776-779.
- Hatvani L., Manczinger L., Kredics L. 2006. Production of *Trichoderma* strains with pesticide polyresistance by mutagenesis and protoplast fusion. *Antonie Van Leeuwenhoek*. 89: 387-393.
- Infante D., Martínez B., González N., Reyes Y. 2009. Mecanismos de acción de *Trichoderma* frente a hongos fitopatógenos. *Revista de Protección Vegetal*. 24: 14-21.
- Jangir M., Pathak R., Sharma S. 2017. *Trichoderma* and Its Potential Applications. En: Singh D., Singh H., Prabha R. Plant-Microbe Interactions. En: Perspectives of Agro-ecological. Springer, Singapur. pp 323-339.
- Jeleń H., Blaszczyk L., Chelkowski J., Rogowicz K., Strakowska J. 2013. Formation of 6-n-pentyl-2H-pyran-2-one (6-PAP) and other volatiles by different *Trichoderma* species. *Mycological Progress*. 13: 589-600.
- Kamala T & Indira S. 2011. Evaluation of indigenous *Trichoderma* isolates from Manipur as biocontrol agent against *Pythium aphanidermatum* on common beans. *Biotechnology*. 1: 217-225.
- Kipngeno P., Losenge T., Maina N. 2015. Efficacy of *Bacillus subtilis* and *Trichoderma asperellum* against *Pythium aphanidermatum* in tomatoes. *Biological control*. 90: 92-95.
- Kubicek CP., Bissett J., Druzhinina I, Kullnig-Gradinger C., Szakács G. 2003. The genetic and metabolic diversity of *Trichoderma*: a case study in Southeast Asia isolated. *Fungal Genetics and Biology*. 38: 310-319.
- Kubicek CP., Aerts A., Alcaraz LD., Antal Z., Atanasova L., Casas-Flores S., Cervantes-Badillo MG., Challacombe J., Chertkov O., Coulpier F., Deshpande N., Druzhinina ES., Ebbola DJ., Esquivel-Naranjo UE., Fekete E., Flippi M., Glaser F., Gómez-Rodríguez EY., Herrera-Estrella A., Horwitz BA., Kredics L., Martínez DA., McCluskey K., Mukherjee M., Mukherjee PK., Seidl-Seiboth V., Thon M., Von Döhren H., Zeilinger S., Gruber S. 2011. Comparative genome sequence analysis underscores mycoparasitism as the ancestral life style of *Trichoderma*. *Genome Biology*. 12: 40.
- Kumar R., Singh S., Singh OV. 2008. Bioconversion of lignocellulosic biomass: biochemical and molecular perspectives. *Journal of Industrial Microbiology and Biotechnology*. 35: 377-391.
- Lynch JM & Moffat AJ. 2005. Bioremediation prospects for the future application of innovative applied biological research. *Annals of Applied Biology*. 146: 217-221.
- Martínez C., Blanc F., Le Claire E., Besnard O., Nicole M., Baccou JC. 2001. Salicylic acid and ethylene pathways are differentially activated in melon cotyledons by active or heat-denatured cellulase from *Trichoderma longibrachiatum*. *Fisiología Vegetal*. 127: 334-344.

- Mbarga JB., Begoude BAD., Ambang Z. 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.
- Mohsenzade F., Chehregani A., Akbari M. 2012. Evaluation of oil removal efficiency and enzymatic activity in some fungal strains for bioremediation of petroleum-polluted soils Iran. *International Journal of Environmental Health Engineering*. 9: 26-34.
- Mohsenzadeh F & Shahrokhi F. 2014. Biological removing of Cadmium from contaminated media by fungal biomass of *Trichoderma* species. *Journal of Environmental Health Science and Engineering*. 12: 102.
- Monte E. 2001. Understanding *Trichoderma*: between biotechnology and microbial ecology. *International Microbiology*. 4: 1-4.
- Nieto-Jacobo M.F., Steyaert JM., Salazar-Badillo FB., Nguyen DV., Rostás M., Braithwaite M., Souza JF., Jiménez-Bremont JF., Ohkura M., Stewart AM., Mendoza-Mendoza A. 2017. Environmental Growth Conditions of *Trichoderma* spp. Affects indole acetic acid derivatives, volatile organic compounds, and plant growth promotion. *Frontiers in Plant Science*. 8: 102.
- ONU. Organización de las Naciones Unidas. 2018. La agricultura en el siglo XXI: un nuevo paisaje para la gente, la alimentación y la naturaleza. Recuperado de: <http://www.onu.org.mx/la-agricultura-en-el-siglo-xxi-un-nuevo-paisaje-para-la-gente-la-alimentacion-y-la-naturaleza/>. Consultado en: Agosto, 2018.
- Pal KK. & McSpadden B. 2006. Biological control of plant pathogens. *The Plant Health Instructor*. 1:25.
- Persoon CH. 1794. Neuer Versuch einer systematischen Eintheilung der Schwämme. *Neues Magazin für die Botanik in ihrem ganzen Umfange*. 1: 63-128.
- Rai S., Kashyap PL, Kumar S., Srivastava AK, Ramteke PW. 2016. Identification, characterization and phylogenetic analysis of antifungal *Trichoderma* from tomato rhizosphere. *Springer Plus*. 5: 1939.
- Samolski I., de Luis A., Vizcaíno JA., Monte E., Suárez MB. 2009. Gene expression analysis of the biocontrol fungus *Trichoderma harzianum* in the presence of tomato plants, chitin, or glucose using a high-density oligonucleotide microarray. *BMC Microbiology*. 9: 217.
- Saravanakumar K., Fan L., Fu K., Yu C., Wang M., Xia H. Chen J. 2016. Cellulase from *Trichoderma harzianum* interacts with roots and triggers induced systemic resistance to foliar disease in maize. *Scientific Reports*. 6: 35543.
- Saravanakumar K., Li Y., Yu C., Wang Q., Wang M., Sun J. Chen J. 2017. Effect of *Trichoderma harzianum* on maize rhizosphere microbiome and biocontrol of *Fusarium* Stalk rot. *Scientific Reports*. 7: 1771.
- Schuster A & Schmoll M. 2010. Biology and biotechnology of *Trichoderma*. *Applied Microbiology and Biotechnology*. 87: 787-799.
- Shoresh M & Harman GE., Mastouri F. 2010. Induced systemic resistance and plant responses to fungal biocontrol agents. *Annual review of phytopathology*. 48: 21-43.
- Shoresh M., Yedidia I., Chet I. 2005. Involvement of jasmonic acid/ethylene signaling pathway in the systemic resistance induced in cucumber by *Trichoderma asperellum* T203. *Fitopatología*. 95: 76-84.
- Shoresh M & Harman GE. 2008. The molecular basis of shoot responses of maize seedlings to *Trichoderma harzianum* T22 inoculation of the root: a proteomic approach. *Fisiología Vegetal*. 147: 2147-2163.
- Shukla DI., Gupta V., Schmoll M., Herrera-Estrella A., Upadhyay R., Druzhinina I., Tuohy M. 2014. Role of *Trichoderma* species in bioremediation process: biosorption studies on hexavalent chromium. *Health and Environmental Research*. 30: 405-412.

- Sivasithamparam K & Ghisalberti FL. 1998. Secondary metabolism *Trichoderma* and *Gliocladium*. En: *Trichoderma* and *Gliocladium*. Volume I. Eds. C.P. Kubicek and G.E. Harman. Taylor and Francis Ltd. London. pp. 139-191.
- Sun J., Pei Y., Li E., Li W., Hyde KD, Yin WB., Liu X. 2016. A new species of *Trichoderma hypoxylon* harbours abundant secondary metabolites. *Scientific Reports*. 6: 37369.
- 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. *Trichoderma* diversity in the cocoa agroecosystem in the state of Tabasco, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 86: 947-961.
- Verma M., Brar SK., Tyagi RD., Surampalli RY., Valéro JR. 2007. Antagonistic fungi, *Trichoderma* spp: panoply of biological control. *Biochemical Engineering Journal*. 37: 1-20.
- Vinale F., Sivasithamparam K., Ghisalberti EL., Marra R., Woo SL., Lorito M. 2008. *Trichoderma*–plant–pathogen interactions. *Soil Biology & Biochemistry*. 40: 1-10.
- Yedidia I., Benhamou N., Chet I. 1999. Induction of defense responses in cucumber plants (*Cucumis sativus* L.) by the biocontrol agent *Trichoderma harzianum*. *Applied and Environmental Microbiology*. 65: 1061-1070.
- Yedidia I., Shores M., Kerem Z., Benhamou N., Kapulnik Y., Chet I. 2003. Concomitant induction of systemic resistance to *Pseudomonas syringae* pv. *lachrymans* in cucumber by *Trichoderma asperellum* (T-203) and accumulation of phytoalexins. *Applied and Environmental Microbiology*. 69: 7343-7353.