

CONTROL BIOLÓGICO DE FITOPATÓGENOS MEDIANTE AISLADOS DE *Trichoderma* spp.

BIOLOGICAL CONTROL OF PHYTOPATHOGENS THROUGH *Trichoderma* spp. ISOLATES

Martínez-Padrón, H.Y.¹; Osorio-Hernández, E.O.^{1*}; Estrada-Drouaillet, B.¹; López-Santillán, J.A.¹; Varela-Fuentes, S.E.¹; Torres-Castillo, J.A.²

¹División de Estudios de Postgrado e Investigación, Facultad de Ingeniería y Ciencias. Universidad Autónoma de Tamaulipas. Centro Universitario Adolfo López Mateos, Cd. Victoria, Tamaulipas, México. Tel. y Fax 01 (834) 318-1721 Ext. 2124. ²Instituto de Ecología Aplicada. Universidad Autónoma de Tamaulipas, División del Golfo 356, Col. Libertad, C.P. 87029, Ciudad Victoria, Tamaulipas, México.

*Autor para correspondencia: eosorio@docentes.uat.edu.mx

RESUMEN

El control biológico es un aspecto demandante en la ciencia, debido a la gran cantidad de fitopatógenos que causan pérdidas económicas en cultivos agrícolas. Entre los organismos reportados como causantes de enfermedades se encuentran hongos, bacterias, nematodos y virus. Sin embargo, en la naturaleza existen especies de hongos y bacterias que ejercen biocontrol sobre algunos de éstos; destacando hongos del género *Trichoderma*, el cual induce un efecto antibiótico mediante la activación de diversos mecanismos de acción mediante producción de enzimas, micoparasitismo, competencia por espacio y nutrientes, además de estimular el crecimiento de la raíz, la altura y peso de la planta. Todas estas propiedades le confieren características idóneas para su implementación, debido a su rápido crecimiento y adaptabilidad, permitiéndolo habitar en diversos tipos de suelo por su plasticidad ecológica. Por lo anterior, se describen los diferentes mecanismos de acción que posee el género *Trichoderma*, así como los estudios que se han realizado para demostrar el uso de metabolitos que posee sobre distintos fitopatógenos que afectan a los cultivos agrícolas.

Palabras clave: Fitopatógenos, antagonismo, control de plagas, mecanismos de acción.

ABSTRACT

Biological control is a demanding aspect in science, due to the large number of phytopathogens that cause economic losses in agricultural crops. Among the organisms reported as disease causing, there are fungi, bacteria, nematodes and viruses. However, in nature there are species of fungi and bacteria that exert biocontrol on some of these, with fungi from the genus *Trichoderma* standing out, which induces an antibiotic effect through the activation of various action mechanisms through the production of enzymes, microparasitism, competition over space and nutrients, in addition to stimulating root growth, height and weight of the plant. All of these properties give them ideal characteristics for their implementation, due to their rapid growth and adaptability, allowing them to inhabit various types of soil because of their ecological plasticity. Because of this, the different action mechanisms of the *Trichoderma* genus are described, as well as the studies that have been carried out to demonstrate the use of metabolites it has over different phytopathogens that affect agricultural crops.

Keywords: Phytopathogens, antagonism, pest control, action mechanisms.

Agroproductividad: Vol. 10, Núm. 3, marzo, 2017, pp: 9-14.

Recibido: Septiembre, 2016. **Aceptado:** Febrero, 2017.

INTRODUCCIÓN

La producción masiva de plantas a través de los monocultivos incrementa la disponibilidad de espacios clave para que algunos microorganismos los colonicen y afecten la productividad del agroecosistema, tal como los hongos fitopatógenos, entre los que destacan los géneros *Fusarium*, *Aspergillus* y *Penicillium*, unos de los principales grupos de importancia fitosanitaria y los cuales han sido objeto de control en campo mediante el uso agroquímicos. Sin embargo, el uso de agentes químicos ha propiciado la aparición de problemas ambientales, de salud y aunado a esto la aparición de resistencias genéticas, debido a esto se ha considerado necesaria la implementación de opciones alternas que contribuyan al control de dichos agentes, como es el caso del control biológico (Naeini *et al.*, 2010; Gajera *et al.*, 2013). El control biológico de fitopatógenos se basa en la utilización de microorganismos antagonistas presentes en la microbiota del suelo capaces de disminuir la actividad del agente fitopatógeno, como parte del manejo integrado de enfermedades de plantas, lo cual hace necesario el conocimiento de los microorganismos benéficos y sus mecanismos de acción (Pal y McSpadden, 2006). En la presente década se ha implementado el uso de agentes biológicos como una de las estrategias con mayor aceptación por los productores, ya que no solo se realiza un control y prevención, sino que se incrementa la diversidad del agroecosistema; lo cual, genera que los fenómenos de regulación ecológica mantengan controlados a las poblaciones de fitopatógenos y por ende conduce a la disminución enfermedades en los cultivos (Michel-Aceves *et al.*, 2001). Los microorganismos que se han implementado para el control biológico pertenecen a los géneros *Rhizobium*, *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Trichoderma*, *Streptomyces*, etc. (Cano, 2011). Diversos estudios han demostrado la efectividad de las especies del género *Trichoderma* debido a sus diferentes mecanismos de acción, tales como micoparasitismo, competencia por espacio, antibiosis e inducción a resistencia sistémica (Gajera *et al.*, 2013).

Caracterización del género *Trichoderma*

Trichoderma según Jaklitsch *et al.* (2006) pertenece al Reino Mycetae (Fungi), División Eumycota, Subdivisión Ascomycotina, Clase Euascomycetes, Orden Hypocreales, Familia Hypocreae. Son hongos anaerobios facultativos y se encuentran distribuidos alrededor del mundo colonizando material celulósico y la rizósfera de las plantas (Schimoll *et al.*, 2010; Martínez *et al.*, 2013; Bissett *et al.*, 2015). El género *Trichoderma* se caracteriza por presentar coloración blanca-verde-amarillosa en el medio de cultivo, sin embargo en el anverso presenta una coloración amarilla, ámbar o amarilla-verdosa. Entre sus características microscópicas se observan tres tipos de propágulos denominados hifas, clamidosporas y conidios hialinos no verticilados. Las clamidosporas tienden a ser globosas a subglobosas, terminales a intercalares de tono verde y menores a 15 μm de diámetro, los conidios tienen de 2 a 3 μm de diámetro en promedio son redondos o de forma ovoide, lisos y se observan hialinos o de color verde brillante al microscopio (Chaverri *et al.*, 2003). *Trichoderma* posee diversos mecanismos de acción entre los que destacan, el micoparasitismo, la competencia por espacio, antagonismo y antibiosis (Gajera *et al.*, 2013), además de inducir una serie de mecanismos de de-

fensa fisiológicos y bioquímicos en la planta, debido a que producen diversos compuestos para la inducción de resistencia, eliminación de toxinas excretadas por patógenos y la desactivación de enzimas de estos durante el proceso de infección y la solubilización de elementos nutritivos, que en su forma original no son accesibles para las plantas, dichos procesos le confieren al antagonista una característica adicional en su utilización en campo (Vera *et al.*, 2002). También posee la capacidad de estimular el crecimiento de la planta y producir auxinas que están relacionadas al desarrollo del sistema radical que aumenta la tolerancia de la planta al estrés (Mukherjee *et al.*, 2013). Dichos efectos se han observado en la colonización de *T. virens* en la rizósfera del maíz, el cual induce a un aumento en la tasa de la fotosíntesis, así como en los niveles de captación de CO_2 en las hojas (Vargas *et al.*, 2009). Estudios de Mastouri *et al.* (2010) reportaron aumento en la germinación de semillas de tomate al ser estas tratadas con *T. harzianum*, este mismo efecto es observado en otras plantas debido a la simbiosis que establecen con especies de *Trichoderma* (Vadassery *et al.*, 2009).

Efecto antagónico de *Trichoderma*

Todo organismo que se opone de alguna manera a la acción, presencia o supervivencia de otro, se considera como un antagonista (Infante *et al.*, 2009). *Trichoderma* es uno de los antagonistas más utilizados en campo debido a que posee diferentes mecanismos de acción para el control de fitopatógenos, además de proporcionar a la resistencia sistémica de la planta hospedera (Howell, 2006). Estudios realizados por Infante *et al.* (2009), han demostrado los efectos positivos de

Trichoderma sobre plantas, debido a que induce la resistencia sistémica o localizada debido a la producción de una rica mezcla de enzimas antifúngicas como quitinasas y β -1, 3 glucanasas, relacionadas a la lisis de la pared celular fúngica, las cuales actúan de forma sinérgica con otras enzimas para potenciar los efectos perjudiciales sobre los hongos fitopatógenos. Estos hongos colonizan la epidermis de la raíz y capas externas corticales, liberando compuestos volátiles como etileno, alcoholes, aldehídos, cetonas, y compuestos no volátiles como péptidos, destacando la molécula λ -aminoácido-oxidasa, de la cual se ha comprobado que inhibe el crecimiento del micelio de *Rhizoctonia solani* (Yang *et al.*, 2011). Diversos estudios han reportado casos exitosos donde *Trichoderma* es capaz de ejercer biocontrol sobre diversos fitopatógenos que colonizan plantas de interés económico, entre los que se encuentran; *Rhizoctonia solani* (Montealegre *et al.*, 2010; Yang *et al.*,

2011), *Phytophthora infestans* (Kerroum *et al.*, 2015), *Fusarium fujikuroi* (Ng *et al.*, 2015), *Pestalotia theae*, *Fusarium solani*, *Colletotrichum gloeosporioides* MTCC 3439, *Colletotrichum lindemuthianum* MTCC 8474, *Colletotrichum capsici* MTCC 3414, *Curvularia senegalensis* MTCC 8463 y *Alternaria alternata* MTCC 8459 (Naglot *et al.*, 2015). Estudios desarrollados por Osorio *et al.* (2014) revelaron la efectividad de las enzimas quitina, y glucanasa producidas por *Trichoderma asperellum* (T9), *T. virens* (T6), *T. gamsii* (T13), *T. longibrachiatum* (T19) en el control de *F. oxysporum* (Figura 1), donde el aislado T19 produce quitina y glucanasa observándose la reducción del área de crecimiento de *Fusarium* en presencia de dichos compuestos. Es importante mencionar que las enzimas de los aislados T13, T19, y T6 aunque no detienen el crecimiento de *Fusarium*, este no desarrolla la pigmentación propia del fitopatógeno como se muestra en el testigo.

Antagonismo, competencia por espacio y nutrientes

El efecto antagónico puede manifestarse en forma de antibiosis, lisis, reacciones inmunológicas, competencia, micoparasitismo y depredación; siendo los más importantes en el control biológico de fitopatógenos el hiperparasitismo, la antibiosis y la competencia (Pal y McSpadden, 2006). El antagonismo es un fenómeno que se observa en microorganismos de suelo y en rizósfera, los antagonistas producen antibióticos, los cuales actúan en competencia por nutrientes o inducen resistencia en el hospedero (Infante *et al.*, 2009). *Trichoderma* spp., ejerce un efecto de antagonismo sobre diversos patógenos entre los que destacan *Phytophthora capsici*, *P. aphanidermatum*, *R. solani* y *A. niger* (Kumar *et al.*, 2008; Bhale *et al.*, 2013; Osorio *et al.*, 2014). El antagonismo se ve favorecido por las características del agente de control biológico, entre las que destacan la adaptabilidad ecológica, velocidad

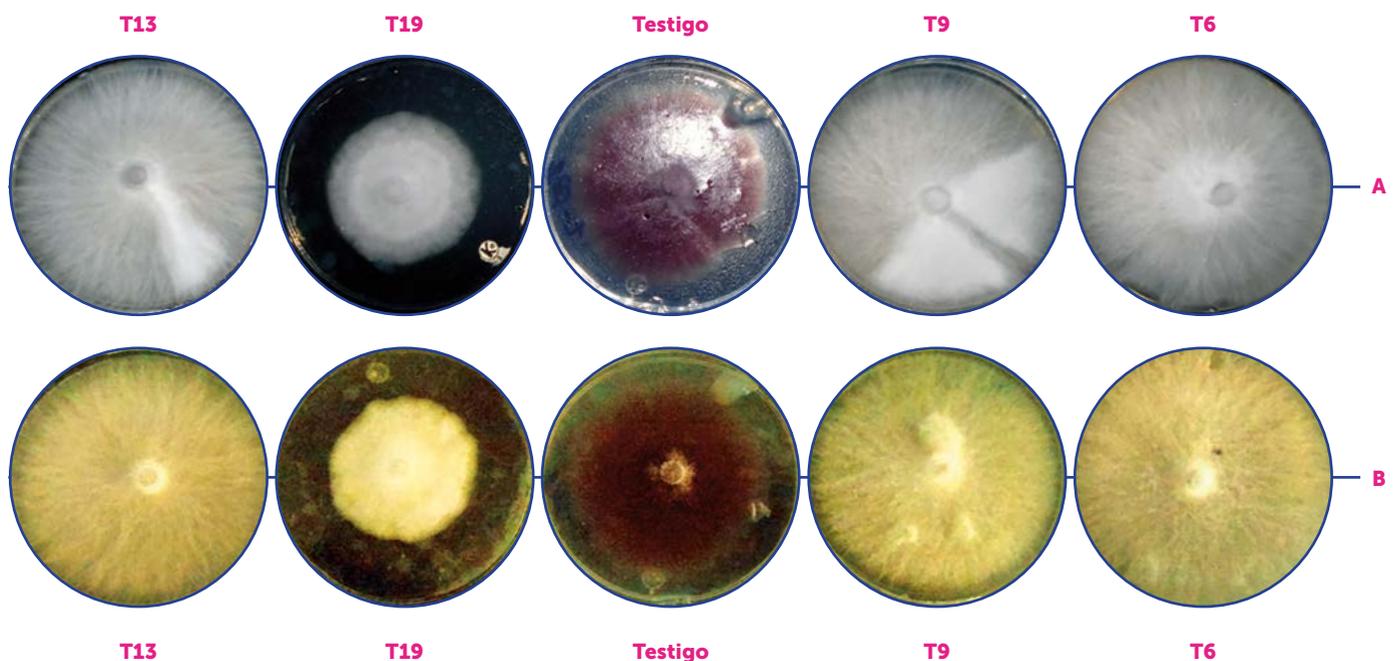


Figura 1. Efectividad de la inhibición del crecimiento de *Fusarium oxysporum* en presencia de quitina (A) y glucanasas (B) extractos producidos por diferentes cepas de *Trichoderma*.

de crecimiento y desarrollo (Fravel, 2005). Muchas especies de *Trichoderma* spp., están biológicamente adaptadas para una colonización agresiva de los sustratos y en condiciones adversas para sobrevivir (Reza *et al.*, 2013), por lo cual, presenta rápida velocidad de crecimiento, abundante esporulación y producción de sustratos sobre los que puede crecer debido a la riqueza de enzimas que posee, hacen que sea muy eficiente como saprófito y aún más como agente de control (Harman *et al.*, 2004). La competencia por nutrientes puede ser por fuentes de nitrógeno, carbohidratos no estructurales (azúcares y polisacáridos como almidón, celulosa, quitina, laminarina, y pectinas), los cuales desempeñan un papel importante en el desarrollo del hongo (Stefanova *et al.*, 1999, Infante *et al.*, 2009). Las especies de *Trichoderma* poseen la capacidad de identificar la presencia del hospedante debido a que este produce moléculas volátiles, por lo que se genera un crecimiento acelerado en dirección del patógeno como respuesta al estímulo químico (Infante *et al.*, 2009). Debido a esto, se tiene conocimiento que especies del género *Trichoderma* son efectivas solo contra patógenos específicos, por lo que el conocimiento de esta especificidad condujo a la idea de que el reconocimiento molecular entre *Trichoderma* y el hospedante es el evento esencial que da lugar al proceso antagonista. El reconocimiento se realiza a través de interacciones entre lectinas y carbohidratos de superficie celular. Las lectinas son glicoproteínas, las cuales aglutinan células y están involucradas en las interacciones entre los componentes de la superficie de las células y su ambiente extracelular (Chet y Benhamou, 1998). Amarás-Sánchez *et al.* (2012) han confirmado el efecto antagónico de *Trichoderma* sobre *P. cinnamomi* debido a que presentaron mecanismos de competencia por espacio y micoparasitismo. La activación del mecanismo de competencia por espacio y nutrientes de *Trichoderma* contra *Fusarium*, lleva consigo el incremento en la producción micelio con el fin de limitar la obtención de nutrientes del medio al fitopatógeno, por lo que éste no se llega a desarrollar en su totalidad (Figura 2).

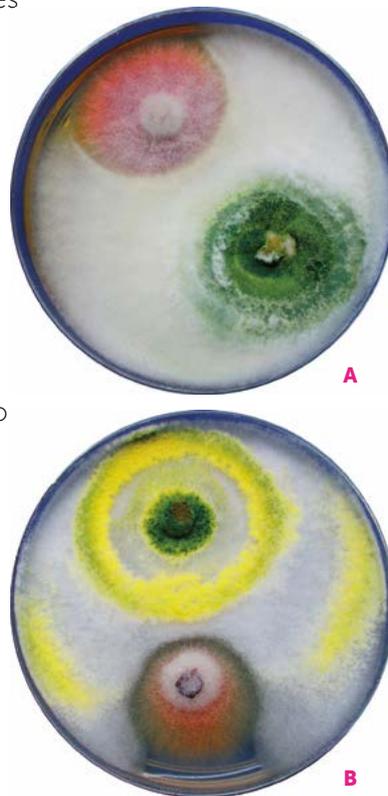


Figura 2. Efecto antagónico de aislados de *Trichoderma* frente a *Fusarium*. (A) El aislado de *Trichoderma* cubre tres cuartas partes de la caja, mientras que el aislado de *Trichoderma* (B) no rodea completamente al fitopatógeno.

Antibiosis de *Trichoderma*

La antibiosis es la acción directa de metabolitos tóxicos producidos por un microorganismo sobre otro sensible a éstos (Mohd *et al.*, 2013). Muchas cepas de *Trichoderma* producen metabolitos, los cuales son moléculas orgánicas e inorgánicas que se generan durante las reacciones bioquímicas en el metabolismo celular. En el género *Trichoderma* se han reportado metabolitos secundarios volátiles y no volátiles, algunos de los cuales inhiben el

desarrollo de otros microorganismos con los que no hacen contacto físico (Mukherjee *et al.*, 2013). Tales sustancias inhibitoras son consideradas "antibióticos" (Infante *et al.*, 2009). Dennis y Webster (1971) determinaron que *Trichoderma* produce compuestos como gliotoxina, viridina, trichodermina, suzukacilina, alameticina, dermadina, trichotecenos y trichorzianina. Por otra parte Infante *et al.* (2009) informaron la presencia de metabolitos no volátiles con actividad antifúngica en cuatro aislamientos de *Trichoderma* y concluyeron que los mismos reducen el crecimiento micelial de *P. nicotianae* y *R. solani* en medios de cultivo con filtrados líquidos donde se habían cultivado las cepas antagónicas. Dal Bello *et al.* (1997) mencionan que *Trichoderma* posee capacidad para sintetizar fungistáticos volátiles, dichos componentes son; dióxido de carbono, etanol, acetaldehído, acetona, propanol, isobutanol e isopentanol, los

cuales en diferentes concentraciones intervienen en la regulación del mecanismo fungistático. También Osorio-Hernandez *et al.* (2011), reportaron la producción de gliotoxinas, viridina, trichodermina, furanona y 6-pentil α pirona, metabolitos no volátiles en cepas de *T. asperellum* y *T. hamatum* que inhiben el crecimiento de *P. capsici*, donde el crecimiento normal del aislado de *P. capsici*, cubre en su totalidad la caja Petri (A), por otra parte en el medio que contiene metabolitos no volátiles (B) producidos por *T. asperellum* y *T. hamatum*, se observa la inhibición del crecimiento del fitopatógeno en un 60% aproximadamente (Figura 3).

Micoparasitismo e Inducción de resistencia en plantas por *Trichoderma*

El micoparasitismo es la acción de un microorganismo parasitando a otro y puede ser definido como una simbiosis antagónica entre organismos, donde el antagonista utiliza como alimento al fitopatógeno (Atanasova *et al.*, 2013). El micoparasitismo puede ocurrir mediante la penetración, engrosamiento de las hifas, producción de haustorios y desorganización del contenido celular (Vinale *et al.*, 2008). Generalmente, están implicadas enzimas líticas extracelulares tales como β -1-3-glucanasa, quitinasa, proteasa y celulasa, las cuales son el paso clave para la degradación de la pared celular del patógeno durante el mico parasitismo (Ibarra-Medina *et al.*, 2010). Por tal motivo, *Trichoderma* se ha reportado como mico parásito de un gran número de hongos fitopatógenos al atacar y producir la lisis de micelio y también de esclerocios de hongos (Correa *et al.*, 2007).

La inducción de resistencia sistémica en el hospedero es uno de los mecanismos indirectos de *Trichoderma* de mayor interés en el campo (Mukherjee *et al.*, 2013); dicho proceso involucra cambios celulares en el hospedero, tales como el aumento de depósitos de calosa en el interior de la pared celular y aumento en la actividad de peroxidases y quitinasas (Harman, 2006). Otros procesos relacionados con la inducción sistémica contra patógenos del suelo, tal como *F. oxysporum* f. sp. *lycopersici* son el confinamiento, la inhibición del patógeno y los cambios histológicos en el hospedero (Hermosa *et al.*, 2004). Se ha demostrado que algunas especies de *Trichoderma* inducen el desarrollo de la planta y propician en ellas mecanismos de defensa contra patógenos (Vinale *et al.*, 2006; Jaimes *et al.*, 2008) y además tiene la capacidad de estimular el desarrollo de tejidos meristémicos primarios, los cuales están relacionados a la germinación, altura, peso de la planta y raíz, reflejándose en la planta como aumento a la tolerancia por estrés (Cupull *et al.*, 2003; Harman, 2004; Vinale *et al.*, 2008).

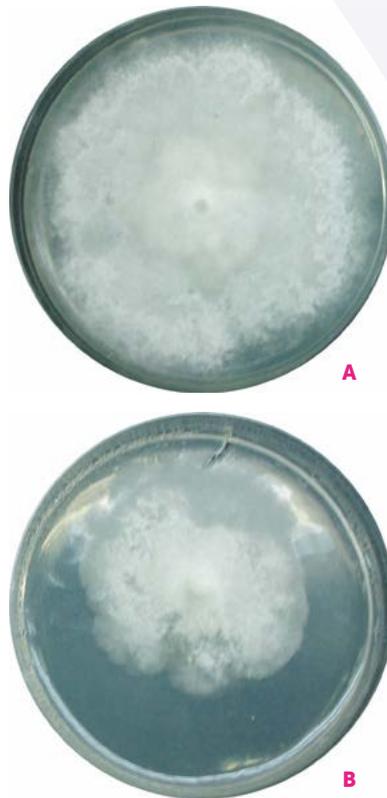


Figura 3. Efecto de antibiosis de *Trichoderma* sobre *P. capsici* (A) Testigo y (B) *P. capsici* con metabolitos no volátiles producidos por *Trichoderma*.

CONCLUSIONES

La generación del conocimiento sobre los mecanismos de acción de los diferentes aislados de *Trichoderma*, han demostrado la eficacia de este género en el control de fitopatógenos que causan pérdidas económicas en cultivos de interés, por tal motivo se considera como una opción viable el uso de *Trichoderma* como agente de control. Además de lo anterior, ofrece a la planta una estimulación en el crecimiento, debido a los metabolitos que inducen a la resistencia sistémica y asimilación de nutrientes. La activación de dichos mecanismos depende de factores bióticos y abióticos, tales como, la especie de *Trichoderma*, el hongo antagonista, el cultivo de interés y las condiciones ambientales, el pH, temperatura, disponibilidad de nutrimentos, tipo de sustrato, entre otros. Es de suma importancia conocer y estudiar a fondo la gran variedad de aislados que se encuentran y los mecanismos que

estas poseen para conocer sus ventajas y limitaciones, con el objetivo de generar conocimiento y con ello llevar a combatir diferentes enfermedades en cultivos de interés atenuando el uso de fungicidas químicos.

LITERATURA CITADA

- Almarás-Sánchez A., Alvarado-Rosales D., Tlapal-Bolaños B. Espinoza-Victoria D. 2012. Identificación de hongos antagonistas a *Phytophthora cinnamomi* Rands en bosques de encino del Arrayán, Colima y Tecoanapa, Guerrero. Revista Chapingo 18:341-355.
- Atanasova L., Knox B.P., Kubicek C.P., Druzhinina I.S. Baker S.E. 2013. The polyketide synthase gene *pks4* of *Trichoderma reesei* provides pigmentation and stress resistance. Eukaryot Cell 12:1499-1508.
- Bhale U.N., Wagh P.M., Rajkonda J.N. 2013. Antagonistic confrontation of *Trichoderma* spp. against fruit rot pathogens on Sapodilla (*Manilkara zapota* L.). Journal of Yeast and Fungal Research 4:5-11.
- Bissett J., Gams W., Jaklits W.M., Samuels, G.J. 2015. Accepted *Trichoderma* names in the year 2015. IMA Fungus.
- Cano M.A. 2011. Interacción de microorganismos benéficos en plantas: Micorrizas, *Trichoderma* spp. y *Pseudomonas* spp. Rev. U.D.C.A Act. & Div. Cient. 14: 15-31.
- Chaverri P., Castlebury L.A., Overton B.E., Samuels G.J. 2003. *Hypocrea/Trichoderma*: species with conidiophore elongations and green conidia. Mycologia 95:1100-1140.
- Chet I. and Benhamou S.H. 1998. Mycoparasitism and lectin enzymes. In: *Trichoderma & Gliocladium: Enzymes, biological control and commercial applications*. G. E. Harman and C. P. Kubicek (eds.) Taylor & Francis Ltd., London, UK. pp:153-152.

- Correa S., Mello M., Ávila R.Z., Minare B.L., Padua R.R., Gómez D. 2007. Cepas de *Trichoderma* spp. para el control biológico de *Sclerotium rolfsii* Sacc. Fitosanidad 11:3-9.
- Cupull S.R., Andréu C.M., Pérez N.C., Delgado P.Y., Cupull S.M. 2003. Efecto de *Trichoderma viride* como estimulante de la germinación, el desarrollo de posturas de cafetos y el control de *Rhizoctonia solani* Kuhn. Centro Agrícola 30:1.
- Dal-Bello G.M., Mónaco C.I., Chávez A.R. 1997. Efecto de los metabolitos volátiles de *Trichoderma hamatum* sobre el crecimiento de hongos fitopatógenos procedentes del suelo. Rev. Iberoam. Micol. 14:131-134.
- Dennis C., Webster J. 1971. Antagonistic properties of species groups of *Trichoderma* production of volatile antibiotics. Transactions of the British Mycological Society 1:57-41.
- Fravel D.R. 2005. Commercialization and implementation of biocontrol. Annu. Rev. Phytopathol. 43:1-23.
- Gajera H., Rinkal D., Patel S., Kapopara M., Golakiya B. 2013. Molecular mechanism of *Trichoderma* as bio-control agents against phytopathogen system—a review. Current Research in Microbiology and Biotechnology 1:133-142.
- Harman G.E. 2006. Overview of mechanisms and uses of *Trichoderma* spp. Phytopathology. 96:190-94.
- Harman G.E., Howell C.R., Viterbo A., Chet I., Lorito, M. 2004. *Trichoderma* species opportunistic, a virulent plant symbionts. Nature Reviews Microbiology 2:43-56.
- Hermosa M.R., Keck E., Chamorro I., Rubio, B., Sanz L., Vizcaino J.A. 2004. Genetic diversity shown in *Trichoderma* biocontrol isolates. Mycol Res. 108:897-906.
- Howell C.R. 2006. Understanding the mechanisms employed by *Trichoderma virens* to effect biological control of cotton diseases. Phytopathology 96:178–180.
- Ibarra-Medina V.A., Ferrera-Cerrato R., Alarcón A., Lara-Hernández M.E., Valdez-Carrasco J.M. 2010. Isolation and screening of *Trichoderma* strains antagonistic to *Sclerotinia sclerotiorum* and *Sclerotinia minor*. Revista Mexicana de Micología 31:53-63.
- Infante D., Martínez, B.; González, N. y Reyes, Y. 2009. Mecanismos de acción de *Trichoderma* frente a hongos fitopatógenos. Revista de Protección Vegetal. 24:14-21.
- Jaimes, Y. Y.; Moreno, C. A. y Cotes, A. M. 2008. Inducción de resistencia sistémica contra *Fusarium oxysporum* en tomate por *Trichoderma koningiopsis* Th003. Acta biol. Colomb. 14:111–120.
- Jaklitsch, W. M.; Samuels, G. J.; Dodd, S. L.; Lu, B. S. y Druzhinina, I. S. 2006. *Hypocrea rufa/Trichoderma viride*: a reassessment, and description of five closely related species with and without warted conidia. Studies Mycol. 55:135-177.
- Kerroum, F., Karkachi N., Jamal E., Mabrouk K. 2015. Antagonistic effect of *Trichoderma harzianum* against *Phytophthora infestans* in the North-west of Algeria. International Journal of Agronomy and Agricultural Research 6:44-53.
- Kumar R., Singh S., Singh O.V. 2008. Bioconversion of lignocellulosic biomass: biochemical and molecular perspectives. J. Ind. Microbiol. Biotechnol. 35:377–391.
- Martínez B.I., Infante D., Reyes Y. 2013. *Trichoderma* spp. y su función en el control de plagas en los cultivos. Rev. Protección Veg. 28:1-11.
- Mastouri F., Bjorkman T., Harman G.E. 2010. Seed treatments with *Trichoderma harzianum* alleviate biotic, abiotic and physiological stresses in germinating seeds and seedlings. Phytopathology 100:1213–1221.
- Michel-Aceves A.C., Rebollo-Domínguez O., Lezama-Gutiérrez R., Ochoa-Moreno M.E., Mesina-Escamilla J. C., Samuels G. 2001. Especies de *Trichoderma* en suelos cultivados con mango afectados por "Escoba de bruja" y su potencial inhibitorio sobre *Fusarium oxysporum* y *F. subglutinans*. Rev. Mex. Fitopatol. 19:154-160.
- Mohd J.J., Ahmad N.D., Ahmad T.B., Hussain A., Ahmad M. 2013. Commercial biocontrol agents and their mechanism of action in the management of plant pathogens. International Journal of Modern Plant & Animal Sciences 1:39-57.
- Montealegre J., Valderrama L., Sánchez S., Herrera R., Besoain X., Pérez L.M. 2010. Biological control of *Rhizoctonia solani* in tomatoes with *Trichoderma harzianum* mutants. Electron. J. Biotechnol. 13:1-2.
- Mukherjee P.K., Horwitz B.A., Herrera-Estrella A., Schmoll M., Kenerley C.M. 2013. *Trichoderma* Research in the Genome Era. Annu. Rev. Phytopathol. 51:105–29.
- Naeini A., Ziglari T., Shokri, H., Khosravi A.R. 2010. Assessment of growth-inhibiting effect of some plant essential oils on different *Fusarium* Z isolates. Journal de Mycologie Médicale/ Journal of Medical Mycology 20:174–178.
- Naglot A., Goswami S., Rahman I., Shirmali D.D., Yadav K.K., Gupta V.K., Rabha A.J., Gogoi H.K., Veer V. 2015. Antagonistic Potential of Native *Trichoderma viride* Strain against Potent Tea Fungal Pathogens in North East India. Plant Pathol. J. 31:278-289.
- Naglot L.C., Ngadin, A., Azhari, M., Zahari, N.A. 2015. Potential of *Trichoderma* spp. as Biological Control Agents. Against Bakanae Pathogen (*Fusarium fujikuroi*) in Rice. Asian Journal of Plant Pathology. 9: 46-58.
- Osorio-Hernández E., Hernández-Morales J., Conde-Martínez V., Michel-Aceves A.C., Cibrián-Tovar J., Vaquera-Huerta H. 2014. Biocontrol of *Phytophthora parasitica* and *Fusarium* spp. by *Trichoderma* spp. in *Hibiscus sabdariffa* plants under field and greenhouse conditions. African Journal of Agricultural Research 9:1398-1345.
- Osorio-Hernández E., Hernández-Castillo F.D., Gallegos-Morales G., Rodríguez-Herrera R., Castillo-Reyes F. 2011. In-vitro behavior of *Trichoderma* spp. against *Phytophthora capsici* Leonian. African Journal of Agricultural Research 6:4594-4600.
- Pal K.K., McSpadden G.B. 2006. Biological Control of Plant Pathogens. The Plant Health Instructor 1117-02.
- Reza S., Mo M., Samimi Z. 2013. Evaluation of *Trichoderma* spp., as biological agents in some of plant pathogens. Annals of Biological Research 4:173-179.
- Schmoll M., Esquivel-Naranjo U.E., Herrera-Estrella A. 2010. *Trichoderma* in the light of day—physiology and development. Fungal genetics and biology 47:909-16.
- Stefanova M., Leiva A., Larrinaga L., Coronado M.F. 1999. Actividad metabólica de cepas de *Trichoderma* spp. para el control de hongos fitopatógenos del suelo. Revista Facultad Agronomía 16:509-516.
- Vadassery J., Tripathi S., Prasad R., Varma A., Oelmu ller R. 2009. Monodehydroascorbate reductase 2 and dehydroascorbate reductase 5 are crucial for a mutualistic interaction between *Piriformospora indica* and *Arabidopsis*. J. Plant Physiol. 166: 1263–1274.
- Vargas W.A., Mandawe J.C., Kenerley C.M. 2009. Plant-derived sucrose is a key element in the symbiotic association between *Trichoderma virens* and maize plants. Plant Physiology 151:792–808.
- Vera D., Pérez H., Valencia H. 2002. Aislamiento de hongos solubilizadores de fosfatos de la rizosfera del arazá (*Eugenia stipitata*, Myrtaceae). Acta Biol. Colomb. 7:33-40.
- Vinale F., Sivasithamparam K., Ghisalberti E.L., Marra R., Woo S.L., Lorito M. 2008. *Trichoderma*–plant–pathogen interactions. Soil Biol. Biochem. 40:1–10.
- Vinale F., Marra R., Scala F., Ghisalberti E.L., Lorito M., Sivasithamparam K. 2006. Major secondary metabolites produced by two commercial *Trichoderma* strains active against different phytopathogens. Lett. Appl. Microbiology 43:143–148.
- Yang C.A., Cheng C.H., Lo C.T., Liu S.Y., Lee J.W., Peng K.C. 2011. A novel L-amino acid oxidase from *Trichoderma harzianum* ETS 323 associated with antagonism of *Rhizoctonia solani*. J. Agric. Food Chem. 59:4519-26.