Revista Argentina de Microbiología 55 (2023) 366–377

asociación argentina de microbiología

REVISTA ARGENTINA DE

www.elsevier.es/ram



ORIGINAL

Beneficios ecológicos y biológicos del hongo cosmopolita *Trichoderma* spp. en la agricultura: una perspectiva en el campo mexicano

Petra Andrade-Hoyos[a], Mally N. Rivera-Jiménez[b], Nadia Landero-Valenzuela[c], Hilda V. Silva-Rojas[d], Saira J. Martínez-Salgado[a] y Omar Romero-Arenas[e,*]

[a] *Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias (INIFAP), Campo Experimental Zacatepec, Morelos, México*
[b] *Dirección de Investigación Agrícola. Agrosistemas mg S. A. de C.V., Villahermosa, Tabasco, México*
[c] *Universidad Autónoma Antonio Narro, Departamento de Horticultura, Saltillo, Coahuila, México*
[d] *Producción de Semillas, Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo, Texcoco, Estado de México, México*
[e] *Manejo Sostenible de Agroecosistemas, Instituto de Ciencias, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, San Pedro Zacachimalpa, Puebla, México*

Recibido el 17 de diciembre de 2022; aceptado el 2 de junio de 2023
Disponible en Internet el 12 de septiembre de 2023

PALABRAS CLAVE
Agricultura;
Descripción general;
Microorganismo benéfico;
Sustentabilidad;
Revisión metódica

Resumen Existen numerosos estudios científicos sobre las características generales del hongo filamentoso *Trichoderma* spp. que demuestran su extensa gama de interrelaciones en los ecosistemas y su actividad beneficiosa para el sector agrícola y la agroindustria. También se ha documentado su importancia en la preservación y restauración de la microbiota del suelo. Los beneficios biológicos y ecológicos de *Trichoderma* se deben a su capacidad reproductiva, así como a su eficiencia en el uso de los nutrientes del suelo. Se ha documentado la eficacia de este género contra una variedad de hongos fitopatógenos, también su potencial para sintetizar y liberar enzimas como celulasas, xilanasas y quitinasas, las que se han implementado en bioprocesos agroindustriales. También se ha informado que diversas especies de *Trichoderma* son capaces de producir auxinas y reguladores de crecimiento del tipo giberelina, reportados como promotores del crecimiento de algunos cultivos agrícolas. Sin embargo, lo más relevante es su capacidad de prevalecer a ciertas dosis de ingredientes activos «agrotóxicos», de contribuir a procesos de obtención de biocombustible y de biorremediación de suelos agrícolas. En este artículo de revisión, se realiza una descripción general de los estudios actuales de mayor relevancia acerca de las diferentes subespecies de *Trichoderma* y sus aportes a la agricultura. Se describen resultados obtenidos *in vitro*, en invernadero y a campo. El presente análisis servirá como punto de partida para investigaciones futuras en México específicas del género *Trichoderma* y los beneficios que este hongo puede significar para el campo mexicano.
© 2023 Asociación Argentina de Microbiología. Publicado por Elsevier España, S.L.U. Este es un artículo Open Access bajo la licencia CC BY-NC-ND (http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/).

* Autor para correspondencia.
Correo electrónico: biol.ora@hotmail.com (O. Romero-Arenas).

https://doi.org/10.1016/j.ram.2023.06.005
0325-7541/© 2023 Asociación Argentina de Microbiología. Publicado por Elsevier España, S.L.U. Este es un artículo Open Access bajo la licencia CC BY-NC-ND (http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/).

KEYWORDS
Agriculture;
Overview;
Beneficial microorganism;
Sustainability;
Methodical review

Ecological and biological benefits of the cosmopolitan fungus *Trichoderma* spp. in agriculture: A perspective in the Mexican countryside

Abstract There is currently an extensive record of scientific studies on the general characteristics of filamentous fungus *Trichoderma* spp., which demonstrates its wide range of interrelation in ecosystems and its fungal activity that benefits the agricultural sector and agroindustry, as well as its importance in the preservation and restoration of the soil microbiota. The success of the biological and ecological benefits of *Trichoderma* is due to its reproductive capacity, as well as its efficiency in the use of soil nutrients; the efficacy of the genus has been reported against a variety of phytopathogenic fungi, as well as the potential to synthesize and release enzymes (cellulases, xylanases, and chitinases) that have been implemented in agroindustrial bioprocesses. It has also been reported that various species of *Trichoderma* spp. can produce auxins and gibberellin-type growth regulators, reported as growth promoters of some agricultural crops; however, their most relevant fact is their ability to prevail at certain doses of 'agrotoxic' active ingredients and contribute studies regarding processes for obtaining biofuel and bioremediation of the agricultural soil. In this overview, a general description of the current and relevant studies of the different subspecies of *Trichoderma* and their contribution in agriculture is made, presenting results obtained *in vitro*, in greenhouses and in the field. This analysis will serve as a starting point for future research in Mexico, specifically on the genus *Trichoderma* and its benefits for the Mexican countryside.
© 2023 Asociación Argentina de Microbiología. Published by Elsevier España, S.L.U. This is an open access article under the CC BY-NC-ND license (http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/).

Introducción

La versatilidad del hongo cosmopolita *Trichoderma* spp. es tan amplia que precisa una revisión metódica, a fin de ofrecer un panorama detallado de sus beneficios ecológicos y biológicos para la agricultura, ya demostrados en todo el mundo. *Trichoderma* (Ascomycota, Hypocreales, Hypocreaceae) es un género de hongos filamentosos con una notable variedad de subespecies y de interacciones con otros hongos, animales y plantas. Estos hongos están atrayendo un creciente interés debido a sus variadas bioactividades, distribución global, producción de diversos metabolitos y potencial en la agricultura y otras áreas biológicas[25].

Los genomas de *Trichoderma* han revelado microtrofía y micoparasitismo como una forma de vida ancestral de las especies de este género. Algunas especies de *Trichoderma* se han establecido en la rizosfera de la planta y evolucionaron como colonizadores intercelulares e intracelulares de las raíces[42,53,101]; como resultado, estimulan el crecimiento de las plantas y la defensa contra los patógenos.

Los miembros de *Trichoderma* se encuentran entre los microorganismos benéficos que presentan diferentes modos de acción, lo que les permite ejercer un efecto biorregulador; además, tienen la capacidad de competir por espacio, presentan un desarrollo rápido, pueden tolerar condiciones ambientales extremas y son capaces de parasitar y controlar hongos, nemátodos y otros fitopatógenos. Por tales características, se encuentran entre los de mayor importancia como potenciales agentes de control biológico[42,59]; además, toleran la presencia de agroquímicos.

Hasta la actualidad, hay registradas 541 especies de *Trichoderma* (https://www.mycobank.org/), un género de una versatilidad nutricional única[58]. Estudios recientes muestran a *Trichoderma* como productor de un gran número de sustancias con propiedades antibióticas y de enzimas hidrolíticas (celulasas, quitinasas, xilanasas, pectinasas, β-1,3-glucanasas y proteasas, entre muchas otras), las que le permiten colonizar rápidamente las raíces de las plantas y competir con fitopatógenos por espacio, nutrientes o sitios de infección[75,89,102]. Numerosos reportes demuestran que varias especies de *Trichoderma* disminuyen significativamente la incidencia de enfermedades causadas por fitopatógenos que habitan en el suelo y el follaje, como *Rhizoctonia solani*, *Phytophthora* spp., *Pythium ultimum*, *Fusarium* spp., *Alternaria alternata*, *Sclerotinia* spp., *Gaeumannomyces graminis*, *Thielaviopsis basicola*, *Verticillium dahliae*, *Botrytis cinerea*, entre otros, tanto en condiciones de invernadero como de campo[39,40,71,103].

Dada la versatilidad de *Trichoderma* en muchos aspectos, la información sobre su empleo en la producción agrícola y la biosustentabilidad de los ecosistemas es dinámica y se actualiza constantemente en todo el mundo. El objetivo de esta revisión fue brindar un panorama general de las características, los usos y las aplicaciones de *Trichoderma* spp., sobre la base de lo reportado en diversas investigaciones. Asimismo, las aplicaciones de importancia se presentan agrupadas en grandes rubros, con la finalidad de establecer las bases que solucionen problemas específicos. Consideramos que esta revisión representará una base importante para futuras investigaciones referidas a la aplicación de *Trichoderma* en la agricultura de México.

Importancia de *Trichoderma* en la agricultura

Se prevé que habrá 9.100 millones de personas vivas en el planeta en el año 2050, según las proyecciones de

población actuales. En consecuencia, es necesario que haya un aumento del 70% en la cantidad de alimentos que produce la agricultura para alimentar de manera sostenible a la creciente población en todo el mundo[58].

En gran medida, la agricultura en la era moderna depende del uso de agroquímicos y fertilizantes para el manejo de las enfermedades de las plantas y para mejorar la productividad de los cultivos. Los agroquímicos son capaces de minimizar las amenazas de enfermedades y mejorar los rendimientos de los cultivos[10]; sin embargo, al mismo tiempo representan amenazas graves para la salud humana y la biosustentabilidad de los ecosistemas. Esto ha generado un creciente interés en el control biológico, que lo podemos definir como la supresión de la enfermedad mediante la aplicación de un agente de biocontrol (ABC), generalmente, un hongo, una bacteria o un virus. El uso de ABC surgió como una alternativa prometedora y, en ocasiones, como una forma complementaria de reducir el uso de agroquímicos. También se asocia a prácticas compatibles con el objetivo de una economía sostenible[21,80].

Dado que los hongos de control biológico del género *Trichoderma* han desarrollado la capacidad de interactuar simultáneamente con plantas y patógenos fúngicos, pueden usarse como microorganismos modelo para estudiar interacciones complejas. Existen varios elicitores que estimulan la respuesta inmune de las plantas y el micoparasitismo ocasionado por *Trichoderma*; es decir, la inhibición del crecimiento de un hongo fitopatógeno por otro hongo antagonista. Este mecanismo es el más relevante dentro del control biológico mediado por *Trichoderma*. Incluso, se considera que interacciona con factores bióticos y abióticos[50,65], tal como ocurre en el caso del silicio. Estudios recientes han demostrado que el gel de sílice en combinación con *Trichoderma* activa mecanismos de protección en plantas contra factores bióticos (insectos, hongos y bacterias), potenciando la efectividad del control biológico y proporcionando una estrategia integral sostenible y amigable con el ambiente, como una alternativa para la disminución del uso de pesticidas[10,70,76,105].

Al considerar las interacciones de las diferentes especies de *Trichoderma* con las plantas, se ha comprobado que estas pueden estimular el crecimiento y el rendimiento y promover una mayor disponibilidad de elementos biogénicos (nitrógeno, fósforo); de esta manera, logran mejorar la movilización de nutrientes del suelo y de materia orgánica, aumentando la intensidad de captación, transporte de minerales y producción de vitaminas[12,27,39].

Trichoderma es ampliamente utilizado como biofertilizante en casi todos los cultivos, con o sin enmiendas. Se informó que *Trichoderma* se usó en la producción de vegetales y era más efectivo en el tomate; sin embargo, también se registró una respuesta positiva en otros cultivos como el cacahuate, el algodón, el trigo, el tabaco, la caña de azúcar, el plátano, los chiles, la papa, la soja, los cítricos, la coliflor, la cebolla y el girasol[82].

En México, el uso de microorganismos en la agricultura ha avanzado en las últimas décadas; lograr que estos avances se trasfieran a los productores mediante la divulgación es el mejor camino para demostrar que la ciencia es una herramienta necesaria en el desarrollo sostenible de nuestro país[22].

Se han estudiado diversas cepas de *Trichoderma* por su potencial de antagonismo y micoparasitismo contra fitopatógenos, su capacidad para mejorar el crecimiento vegetal en condiciones de estrés y para incrementar el contenido de pigmentos en las plantas y su habilidad para potenciar la microbiota y la actividad enzimática del suelo[17].

Se han publicado alrededor de 50 trabajos relacionados con el uso de agentes de control biológico de origen microbiano[20], entre ellos se menciona el biocontrol de la «escoba de bruja» con *Trichoderma* spp. en el mango bajo condiciones de campo[66], así como la actividad antifúngica de *Trichoderma harzianum* y *Trichoderma koningiopsis* contra *Fusarium solani*, lo que estuvo asociado a la germinación y el vigor de plántulas de chile miahuateco[67], por mencionar algunos ejemplos.

La producción comercial de bioplaguicidas en México se lleva a cabo en aproximadamente 68 plantas industriales, en las que se reproducen 37 agentes de control biológico. De estos agentes, 9 corresponden a especies de *Trichoderma*: *Trichoderma fasciculatum*, *T. harzianum* y *Trichoderma viride*. Estas se emplean como ingredientes activos (tabla 1), a los que se adiciona un ingrediente inerte, es decir, una sustancia o coadyuvante que facilita su manejo, aplicación y efectividad para el control biológico[43].

Inducción de resistencia por *Trichoderma*

La respuesta inmune de las plantas se manifiesta a través de patrones moleculares asociados a patógenos que son reconocidos por receptores de quinasas y proteínas presentes en la superficie de las células de la planta huésped[14,28]. La resistencia de los efectores reactiva la respuesta de la planta huésped, lo que lleva a la muerte localizada de la célula infectada; esta respuesta de inmunidad es conocida como inmunidad disparada por efectores[11].

La resistencia sistémica mediada por microorganismos se subcategoriza en resistencia sistémica adquirida (SAR) y resistencia sistémica inducida por rizobacterias no patógenas (ISR)[6,19]. Se ha observado que *Trichoderma* induce, como un efecto directo, resistencia sistémica y la expresión de genes de defensa para prevenir la infección de hongos patógenos[72,85,99,104]. En este sentido, *T. harzianum* TH-12 (aislada de suelo en Shimla, India, N.º en GenBank JN039055.1) indujo ISR, mientras que la aplicación del filtrado celular indujo SAR frente a *Sclerotinia sclerotiorum*[6]. La elicitación local y sistémica de las respuestas inmunitarias se manifiesta a través de ácido jasmónico (JA), ácido salicílico (SA) y etileno (ET)[37]. La ISR o SAR disparada por *Trichoderma* es de gran significancia para la prevención sistémica y el control de patógenos aéreos y del suelo, particularmente cuando ambos tipos de enfermedades se presentan al mismo tiempo[90]. El JA y el SA se acumulan y muestran un papel superior para regular los mecanismos de defensa de la planta contra las enfermedades.

Se ha vinculado la inducción de la resistencia sistémica por *Trichoderma* con su participación en la ruta de señalización del JA y el ET[97]. En pepino, el tratamiento con *Trichoderma longibrachiatum* en raíces inhibió a *Botrytis cinerea* a través de la activación de la síntesis de JA, SA y ET[107].

Tabla 1 Laboratorios productores de bioformulaciones con *Trichoderma* spp. en México

Especie	Laboratorio	Producto	Ubicación	Contacto
T. fasciculatum	Laboratorios Nafex	MICOFEX®	Edo. de México	Tel: 01 55 4326 9600 ventas@nafex.com.mx
T. harzianum	Laboratorio 204-Val-1 Ecocampus BUAP	BIOFUN-BUAP®	Puebla, México	Tel: 01 (222) 2295500 Ext. 1317 omar.romero@correo.buap.mx
T. harzianum	Agrobiológicos del Noroeste (Agrobionsa) S.A. de C.V	TRICHO–SIN®	Sinaloa, México	http://agrobionsa.com/nosotros/ Tel.+52 (667) 715 7712 +52 (667) 715 7713
	Laboratorios Nafex	MICOFEX®	Edo. de México	http://www.nafex.com.mx/ Tel. 01 55 4326 9600 ventas@nafex.com.mx
	BIOKRONE	NATUCONTROL®	Guanajuato, México	https://biokrone.com/biofungicidas/natucontrol/ Tel. [461] 609.0944 / 609.0953 ventas@biokrone.com
Trichoderma spp.	Bioamin S.A de C.V	TRICHUX®	Coahuila, México	info@bioamin.com.mx Tel. (844) 4 32 02 52 https://www.bioamin.com.mx/fungicidas
	Islavel S.A de C.V	TRICOVEL®	Puebla, México	http://islavel.orgfree.com/index_archivos/Page600.htm Tel. (244) 445 8113 e-mail: islavel@hotmail.com
T. viride	Bioproductos laguneros	TRICHOSPORE®	Coahuila, México	https://www.bioproductoslaguneros.com/trichospore Tel. (871) 980 0414 contacto@bioproductoslaguneros.com
	Laboratorios Nafex	MICOFEX®	Edo. de México	http://www.nafex.com.mx/contacto-2.html Tel. 01 55 4326 9600 ventas@nafex.com.mx

En cuanto a los elicitores, estos son moléculas biológicas[91] que, directa o indirectamente, disparan la respuesta de defensa de las plantas[38]. Los elicitores, además de inducir inmunidad, también han sido usados para la producción de metabolitos secundarios. Algunos elicitores de origen proteico o peptídico son responsables de la adhesión del hongo y de su especificidad[92]. Los elicitores de especies de *Trichoderma* como Sm1 (producido por *T. viride*) y Epl1 y (producido por *Trichoderma atroviride*) inducen resistencia sistémica[88].

De forma práctica se observó que la inoculación con *Trichoderma gansii* en plantas de maíz indujo resistencia sistémica contra *Fusarium verticillioides*[34]. La resistencia sistémica por *T. harzianum* TH-12 contra *Erysiphe cruciferarum*, hongo responsable del mildiu polvoriento en *Brassica napus* y *Raphanus*, se ha explorado usando marcadores PR-1 y PR-2 para la señalización de SA y PR-3 y PDF 1.2 para la señalización de ET y JA. La infección por *E. cruciferarum* causó una disminución en los niveles de expresión de PR-3 y PDF 1.2, mientras que el tratamiento con TH-12 incrementó su expresión[7].

La inducción de resistencia sistémica por *Trichoderma* es uno de los mecanismos indirectos de mayor interés en la actualidad e involucra cambios celulares en el hospedero, como el aumento de depósitos de calosa en el interior de la pared celular y el aumento en la actividad de peroxidasa y de quitinasa; estos últimos relacionados con la producción de reguladores de crecimiento y la estimulación de la división, diferenciación y crecimiento celular en la planta por el agente elicitor[56].

En México, existen muchos estudios científicos enfocados en la selección y evaluación *in vitro* de agentes de control biológico prometedores, aunque las investigaciones enfocadas en la inducción de la resistencia son menos comunes; en este sentido, podemos mencionar el trabajo de Camacho-Luna et al.[15], donde estos autores observaron que la colonización de las raíces por *Trichoderma* induce un incremento en la actividad de las peroxidasas como parte de los mecanismos de defensa y resistencia a fitopatógenos.

Sinergismo e interacción de *Trichoderma* spp. con otros microorganismos aplicados en la agricultura

Se ha incrementado el interés en el uso de combinaciones de agentes de biocontrol para explotar los efectos sinérgicos potenciales. La aplicación de dos o más agentes de control biológico a la rizosfera de los cultivos puede desencadenar una serie de mecanismos de interacción y facilitar el control

de la enfermedad, potenciando la eficacia del antagonista. Al mismo tiempo, puede estimular el crecimiento vegetal; de esta manera se logra optimizar el rendimiento de diversos cultivos[94].

Es difícil predecir el resultado de las interacciones entre plantas y microorganismos benéficos del suelo y, más aún, entre las especies de microorganismos; no obstante, se considera que las comunidades microbianas asociadas con el sistema de raíces desempeñan un papel clave en el desarrollo de prácticas agrícolas sostenibles[98]. Aunque existen diversas investigaciones, son pocas las que han estudiado las interacciones por la combinación de microorganismos en la complejidad de los ecosistemas. Por ejemplo, la combinación de los microorganismos benéficos *Bacillus brevis* y *T. harzianum* no fue sinérgica en el control de la podredumbre del bulbo en gladiolo causada por *Fusarium oxysporum* f. sp. *tuberosi*, debido a que la mezcla de antagonistas redujo la efectividad de *T. harzianum* en el control de la enfermedad[73]. Sin embargo, la combinación de diferentes subespecies de *Trichoderma* tuvo resultados positivos en el control biológico de *F. oxysporum*, agente causal de la pudrición de raíz en el cultivo de lenteja (*Lens culinaris* Medic.)[3]. Además, en pruebas *in vitro* de cultivo dual, se observó que *T. harzianum* y *Trichoderma asperellum* ejercieron control biológico sobre la cepa de *F. oxysporum* implicada en la enfermedad mediante hiperparasitismo; asimismo, sus metabolitos volátiles redujeron el crecimiento micelial[3]. Sin embargo, se debe aclarar que los resultados en condiciones *in vitro* no siempre se logran reproducir en condiciones de invernadero o de campo. Por ello, que se requiere más investigación en México para corroborar la efectividad de las cepas con potencial antagónico y para desarrollar paquetes tecnológicos que permitan aplicarlas con éxito en cultivos de interés comercial.

La aplicación combinada de bacterias específicas que promueven el crecimiento de las plantas con agentes de biocontrol contra patógenos vegetales puede conducir a la sinergia necesaria para generar paquetes tecnológicos para el cultivo de hortalizas[49]. En este sentido, podemos mencionar que los agentes de biocontrol *T. viride*, *Pseudomonas fluorescens* y *Bacillus subtilis* se probaron individualmente y en combinación para determinar su eficacia contra la pudrición de la raíz de la alubia verde (*Vigna radiata* L. Wilczek), causada por *Macrophomina phaseolina*. *T. viride* no fue compatible con *B. subtilis*, pero *P. fluorescens* fue compatible con *B. subtilis* y *T. viride*, y, en experimentos *in vitro*, la combinación de *P. fluorescens* más *T. viride* inhibió el crecimiento micelial de *M. phaseolina* y también promovió el crecimiento de las plántulas[93].

Otro ejemplo es la interacción entre plántulas de arroz, bacterias promotoras del crecimiento (*Burkholderia pyrrocinia* y *P. fluorescens*) y *T. asperellum*, aplicadas como tratamiento en la semilla. Se observó que la combinación favoreció el crecimiento y desarrollo de las raíces de arroz, mejoró la absorción de agua, aumentó la respuesta de defensa y el contenido de lignina en un 300% e incrementó los niveles de productividad de los cultivares de arroz mejorados genéticamente; además, bajo condiciones de sequía, aumentó la resistencia al estrés hídrico y la impedancia mecánica[31].

Utilizando enfoques metabolómicos, Vinale et al.[102] identificaron un nuevo compuesto producido por *T. harzianum*, el ácido isoharziánico, que inhibe el crecimiento de fitopatógenos como *Sclerotinia sclerotiorum* y *Rhizoctonia solani*. El ácido isoharziánico también mejora la germinación de las semillas de tomate e induce resistencia sistémica en las plantas. Del mismo modo, se informaron otros metabolitos asociados con el control biológico por *Trichoderma*, como ácido hetelídico, sorbicilinol, trichodermanona C, ácido giocládico y bisorbicilinol[48].

En México, el uso de *Trichoderma* spp. con diferentes espectros de acción constituye un reto y una vía para la elaboración de consorcios comerciales. Estudios previos en Yucatán reportaron actividad promotora del crecimiento vegetal y antagonismo *in vitro* con una especie de *Trichoderma*, como inóculo simple de manera individual contra *Meloidogyne incognita* y *Fusarium* spp. en pepino (*Cucumis sativus* L.), chile habanero (*Capsicum chinense* Jacq.) y tomate (*Solanum lycopersicum* L.) o con la interacción de aislados nativos de *Trichoderma* spp.[16,79]. En este sentido, se observó que la variabilidad en el control biológico *in vivo* puede favorecer el sinergismo con otros agentes biocontroladores similares o distintos, tal como lo demostraron Moo Koh et al.[68] al comprobar que la combinación dual de *T. koningiopsis* con *T. virens* mejoró el desarrollo y el rendimiento de tomate en invernadero, debido a la disminución del daño ocasionado por *Meloidogyne incognita*. Por tanto, la combinación de dos organismos con alto grado de antagonismo podría potenciar los efectos bioestimulantes en las plantas y disminuir la necesidad de fertilización sintética, como lo demostraron Alejo et al.[5] al combinar *T. virens* (Th05-02) con *T. koningiopsis* (Th41-11). Dichos autores consiguieron reducir en un 50% la fertilización química (250N-200P-300K) recomendada para el cultivo y notaron promoción del crecimiento vegetal, con aumento de la producción de *Capsicum chinense* cv. Mayapan.

Una alternativa sostenible promisoria para el control de la antracnosis (*Colletotrichum gloeosporioides*) en huertas de mango es el uso integrado de *T. asperellum* (T8a) y una dosis baja (0,1 g/l) del fungicida Captan 50®; esta práctica condujo a la inhibición del crecimiento *in vitro* de la cepa patogénica mencionada. Estudios de este tipo abren un camino para ofrecer alternativas tendientes a evitar la aplicación excesiva de fungicidas sintéticos[77].

Trichoderma como promotor del crecimiento vegetal

Además de su eficiente actividad en contra de hongos patógenos, *Trichoderma* también promueve el crecimiento de las plantas. Por ejemplo, la exposición a *T. virens* o *T. atroviride* incrementó la producción de biomasa de plántulas de *Arabidopsis* y estimuló el desarrollo de raíces laterales[45]. Esta es una técnica novedosa que ha atraído la atención en los últimos años, ya que estos organismos promueven el crecimiento y al mismo tiempo inducen resistencia al estrés abiótico en la planta.

Mastouri et al.[63] mejoraron la germinación de semillas de tomate bajo estrés biótico y abiótico utilizando *Trichoderma afroharzianum*; asimismo, lograron mitigar el daño oxidativo en plántulas estresadas. Podemos apreciar que este es un enfoque eficaz para mejorar la tolerancia y resistencia de las plantas a las sales, que puede desempeñar un

papel muy importante en el desarrollo de sistemas agrícolas sostenibles.

Trichoderma forma parte de los grupos microbianos capaces de promover el crecimiento y el desarrollo de las plantas[81]. Es importante subrayar que, aun dentro de una misma especie de *Trichoderma*, no todos los aislamientos son capaces de promover el crecimiento de las plantas. Por esa razón, es importante desarrollar investigaciones enfocadas en las interacciones *Trichoderma*-planta-ambiente. Se informó que *T. atroviride* reguló la arquitectura de las raíces y promovió el crecimiento de las plantas[36]. Otro trabajo informó una mayor altura de plántulas de *Capsicum annuum* expuestas a *T. atroviride*[44]. *Trichoderma hamatum* promovió el crecimiento de plántulas de *Pinus radiata* y llevó a un incremento de la altura de más del 16%[35].

Los mecanismos por los cuales *Trichoderma* promueve el crecimiento vegetal son muy variados, uno de ellos es incrementar la síntesis de fitohormonas por parte de las plantas, sumado a su propia síntesis. Asimismo, estimula la producción de vitaminas, incrementa la traslocación y absorción de nutrientes y aumenta el desarrollo de las raíces, el metabolismo de los carbohidratos y la fotosíntesis[41]. Algunos aislamientos de *Trichoderma* son capaces de producir fitohormonas, como auxinas, y metabolitos secundarios similares a las auxinas, también ácido giberélico y etileno[19]. Además, se ha documentado que pueden alterar el balance de las hormonas auxinas y citoquininas[60]. Un estudio realizado por Hoyos et al.[46] en el que se probaron 106 aislamientos de *Trichoderma* mostró que el 60% de ellos fueron capaces de producir ácido indol acético y auxinas, sustancias relacionadas con el crecimiento vegetal.

A menudo, las especies de *Trichoderma* también incrementan la disponibilidad de nutrientes dada su habilidad para solubilizar fosfatos inorgánicos y convertir el hierro en Fe^{2+} a través de la producción de sidefóforos del tipo hidroxamato[46]. El uso de microorganismos solubilizadores de fosfatos, que ayudan a la planta en la absorción de fósforo, es una estrategia sostenible para manejar las deficiencias de dicho nutriente en suelos agrícolas e incrementar la eficiencia en la absorción de fertilizantes[52]. La habilidad de hongos como *Trichoderma* para ocupar un espacio más amplio en el suelo y las plantas, así como su capacidad para producir una variedad de ácidos orgánicos, destaca su papel como promotor del crecimiento de las plantas[17,60].

Trichoderma spp. en la biorremediación y recuperación de suelos agrícolas

Muchas especies de *Trichoderma* tienen la capacidad enzimática de degradar compuestos orgánicos contaminantes depositados en el suelo. Por esta razón, estos hongos se han utilizado eficazmente como agentes de biorremediación para la descomposición y transformación de contaminantes orgánicos, entre ellos, hidrocarburos aromáticos policíclicos (HAP), residuos de diésel u otros microcontaminantes, como productos farmacéuticos[30].

Según la naturaleza orgánica o inorgánica del contaminante, se establece la interacción con los microorganismos, los que pueden transformar a los contaminantes orgánicos en compuestos con menor o mayor toxicidad que el compuesto original. *Trichoderma* puede degradar completamente los contaminantes orgánicos, lo que implica su completa mineralización hasta compuestos inocuos, por lo que se considera a este hongo como una alternativa para la remediación biológica de contaminantes ambientales[40]. Además, es tolerante a una variedad de contaminantes; es por ello que se utiliza para la producción de enzimas útiles en la degradación de sustancias tóxicas del suelo[4,95].

Se ha demostrado que los sauces (*Salix fragilis)* inoculados con *T. harzianum* T22 aumentan la tasa de revegetación y fitoestabilización de sitios contaminados. Estos microorganismos se han utilizado para desechar materiales de construcción y lodos de alcantarillado con altos niveles de metales pesados, incluidos cadmio (30 mg/kg), plomo (350 mg/kg), manganeso (210 mg/kg), níquel (210 mg/kg) y zinc (1100 mg/kg), una propiedad del hongo nunca demostrada anteriormente[1].

En 1993, se encontró que *T. harzianum* degrada el DDT (diclorodifeniltricloroetano), el dieldrín, el endosulfán, el pentacloronitrobenceno y el pentaclorofenol, pero no tiene el mismo efecto con el hexaclorociclohexano. El hongo degradó el endosulfán en diversas condiciones nutricionales a lo largo de sus etapas de crecimiento. La degradación biológica de endosulfán puede llevarse a cabo por mecanismos oxidativos e hidrolíticos; los primeros son los más comunes. Se ha demostrado que *T. harzianum* lleva a cabo la degradación de endosulfán mediante un primer paso oxidativo a través de su sistema enzimático, lo que genera sulfato de endosulfán y diol de endosulfán (detectado a partir del día 3); este último es degradado después por hidrólisis y metabolitos fúngicos[13,51].

Recientemente, se ha investigado la capacidad de *T. harzianum* Rifai (T-22) para solubilizar *in vitro* algunos minerales insolubles o poco solubles mediante la acidificación del medio o la producción de metabolitos quelantes. El aislamiento T-22 fue capaz de solubilizar MnO_2, zinc metálico y fosfato de roca (principalmente fosfato de calcio). La acidificación no fue el principal mecanismo de solubilización, ya que el pH de los cultivos nunca cayó por debajo de 5,0 y en los cultivos que contenían MnO_2, el pH aumentó de 6,8 a 7,4. La solubilización de óxidos metálicos por *Trichoderma* implica tanto la quelación como la reducción[8]. Recientemente se encontró que *T. asperellum* tiene la capacidad de solubilizar el $Ca_3(PO_4)_2$ y de producir celulasas, quitinasas, ácido indol acético (IAA), proteasas y sideróforos[106].

Generalmente, los microorganismos que se encuentran en áreas naturales con condiciones extremas o que crecen naturalmente en sitios contaminados tienen un potencial muy alto de bioacumulación o resistencia a metales pesados. *Trichoderma* incluye especies de hongos con alta tolerancia a los iones de cadmio, capaces de resistir concentraciones de hasta 1.000 mg l^{-1}. Sin embargo, se observaron ciertas diferencias en cuanto a cómo afecta la concentración de estos iones en la evolución de los cultivos fúngicos. Así, en el caso de *Trichoderma simmonsii*, el aumento de la concentración de Cd (II) hasta 125 g/l determinó un aumento del crecimiento fúngico del 46,1%, pero en el intervalo de 125-500 mg/l hubo disminución del crecimiento[32]. En este sentido, se ha demostrado que *T. harzianum* aislado de muestras de agua del lago Bonney, en el sur de Australia, mineralizó un porcentaje menor (2-3%) de pentaclorofenol que de tetracloroguayacol parcialmente deshalogenado (46%)[4].

Tabla 2 Investigaciones referentes a *Trichoderma* spp. y sus usos en la agricultura en cultivos de importancia agrícola en México

Especies	Cultivo	Acción	Autores
T. asperellum	Diversos cultivos afectados por *Alternaria* sp.	Inhibición de *Alternaria* sp.	Matas-Baca et al., 2022[64]
T. koningiopsis	*Arachis hypogaea*	Disminución de incidencia de *Macrophomina phaseolina* en condiciones de campo	Martínez-Salgado et al., 2021[61]
T. harzianum	*Capsicum annum*	Actividad antifúngica contra *Fusarium solani*	Miguel-Ferrer et al., 2021[67]
T. harzianum	*Capsicum pubescens*	Inhibición del crecimiento de *Phytophthora solani*	Valencia et al., 2021[96]
T. harzianum	*Allium cepa*	Inhibición del crecimiento de *Fusarium* sp.	Martínez Salgado et al., 2021[62]
T. asperellum	*Allium cepa*	Inducción de respuesta de defensa frente a *Alternaria porri*	Camacho-Luna et al., 2021[15]
T. asperellum, *T. hamatum*, *T. koningiopsis* *T. harzianum*	*Persea americana*	Biocontrol de *Phytophthora cinnamomi*	Andrade et al., 2020[9]
T. harzianum	*Fragaria*	Efecto antagonista sobre hongos patógenos de fresa	Morales-Mora et al., 2020[69]
T. harzianum	*Opuntia ficus*	Inhibición de crecimiento de *Fusarium* sp., *Colletotrichum* sp., *Pythium* sp.	De Ita et al., 2020[26]
T. harzianum	*Zea mays*	Aumento en el rendimiento de maíz	Landero et al., 2019[54]
T. harzianum	*Solanum lycopersicum*	Actividad antagónica frente a *Fusarium oxysporum*	Romero-Arenas et al., 2018[84]
T. viride y *T. harzianum*	*Theobroma cacao*	Control biológico en agrosistemas forestales	López-Ferrer et al., 2017[56]
T. viride y *T. atroviride*	*Solanum lycopersicum*	Promotor del crecimiento e inducción de protección sistémica contra *Alternaria solani*, *Botrytis cinerea* y *Pseudomona syringae* pv. tomato	Salas-Marina et al., 2015[86]
T. harzianum y *T. longibrachiatum*	*Carica papaya*	Inhibición de *Colletotricum gloesporioides*	Landero et al., 2015[55]
T. asperellum	Diferentes especies vegetales	Control de *Phymatotrichopsis omnívora*	López-Valenzuela et al., 2015[57]
T. viridescens	*Theobroma cacao*	Antagonismo frente a *Moniliophthora roreri* y *Phytophthora* Biocontrol de la pudrición causada por *Rhizoctonia solani* con Biodac, fermentos de *T. hamatum* y *Gliocladium virens*	Cuervo et al., 2014[24]
T. asperellum	*Mangifera indica*	Uso potencial de *Trichoderma asperellum* T8a como agente de control biológico de antracnosis en mango (*Mangifera indica* L.)	Santos-Villalobos et al., 2013[87]
T. harzianum	*Theobroma cacao*	Efecto antagónico sobre hongos fitopatógenos de frutos de cacao	Cuervo et al., 2011[23]

Los contaminantes ambientales más preocupantes son los hidrocarburos aromáticos policíclicos (HAP). Los HAP sintéticos como el fenantreno, el pireno y el benzo(a)pireno (BaP) se usan comúnmente en pesticidas. En suelos contaminados con HAP, Zafra et al.[108] encontraron que una cepa de *T. asperellum* pudo degradar BaP, pireno y fenantreno hasta en un 81%, 63% y 74%, respectivamente. Se ha detectado que las actividades enzimáticas de la catecol-1,2-dioxigenasa, la lacasa y la peroxidasa desempeñan un papel clave en la degradación de los HAP por *T. asperellum*[109].

La producción de lacasas por especies de *Trichoderma* es muy interesante porque se sabe que este hongo produce una variedad de enzimas celulolíticas, incluyendo carboximetilcelulasa[33]. Por lo tanto, la cooperación entre las enzimas lignocelulolíticas podría ampliar las aplicaciones potenciales de *Trichoderma* en diversas industrias, así como en la disposición de residuos agrícolas y agroindustriales.

Aprovechamiento de la tolerancia de *Trichoderma* a los pesticidas

La relevancia del género *Trichoderma* radica en su eficiencia para combatir enfermedades de plantas. Aunque los productos químicos sintéticos son aún la principal herramienta

de control de estas enfermedades, los agentes biológicos son una manera efectiva de lograr un control más rápido y seguro, además de que pueden ser incluidos dentro del control integrado de plagas y enfermedades[100].

En México, los esquemas tecnológicos de la revolución verde se impulsaron en la segunda mitad del siglo XX, incorporando prácticas convencionales, fertilizantes y plaguicidas en los sistemas de producción. En este contexto, se estima que existen alrededor de 900 plaguicidas utilizados por los productores en el país. De ellos, los insecticidas químicos son los de uso más común para la producción de maíz, algodón, papa, chile, tomate, frijol, trigo, aguacate, café y tabaco, en cantidades que van desde 395 a 13.163 toneladas por año[83].

De acuerdo con los datos disponibles, actualmente las regiones de México con mayor uso de plaguicidas son Sinaloa, Chiapas, Veracruz, Jalisco, Nayarit, Colima, Sonora, Baja California, Tamaulipas, Michoacán, Tabasco, Estado de México, Puebla y Oaxaca, en las que se aplica el 80% del total de plaguicidas utilizados en el país. Además, se han reportado sitios contaminados con 28 pesticidas en 15 estados de la república mexicana de acuerdo con datos reportados por la Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT)[74].

Las cepas de *Trichoderma* crecen rápidamente cuando se inoculan en el suelo debido a que son naturalmente resistentes a muchos compuestos tóxicos, incluidos herbicidas, fungicidas y pesticidas, como el DDT, y también a compuestos fenólicos, porque logran recuperarse rápidamente después de que se exponen a dosis subletales de algunos de estos compuestos[18,109]. Se ha reportado la compatibilidad de *T. harzianum* con fungicidas como el mancozeb: en evaluaciones *in vitro* en medios basales, no se inhibió el crecimiento radial de *T. harzianum* con 25 y 50 ppm de mancozeb después de 192 y 240 h de incubación, respectivamente[2]. En el cultivo de tomate (*Lycopersicum esculentum* Mill.), para contrarrestar enfermedades como tizón tardío, tizón temprano, pudrición del tallo y enfermedades de marchitez, en general, se evaluaron tratamientos biológicos con *T. harzianum* (Th43), *P. fluorescens* (Pf173), micorrizas arbusculares y tratamientos químicos con fungicidas; las aplicaciones se hicieron durante las diferentes etapas de crecimiento del cultivo en campos experimentales y de agricultores. Se concluyó que el tratamiento integrado que comprende la aplicación al suelo de *T. harzianum*, *P. fluorescens*, micorrizas arbusculares JAS + tratamiento de plántulas con *T. harzianum* y *P. fluorescens* + tres pulverizaciones foliares de mancozeb reduce la mortalidad de las plantas, promueve el crecimiento y aumenta el rendimiento[47].

En otro estudio de laboratorio fue posible cultivar cepas nativas de *Trichoderma* spp. en un suelo obtenido del agroecosistema del valle de Tulancingo, Hidalgo, donde existían 500 mg kg^{-1} de atrazina; la degradación del herbicida alcanzó el 89%[78]. Eapen et al.[29] informaron la capacidad de degradación del pesticida pirimicarb de *T. viride* y *T. harzianum* al agregar carbón activado.

Aplicación de *Trichoderma* sp. en cultivos de importancia agrícola en México

En la última década se han publicado numerosos trabajos que dan cuenta de los beneficios de la inoculación con *Trichoderma* spp. en la agricultura mexicana. La tabla 2 resume dicha información e incluye datos obtenidos *in vitro*, en invernadero y a campo, con el fin de tomarla como punto de partida para investigaciones futuras en México.

Es trascendente reconocer el uso de *Trichoderma* como agente de biocontrol, por su fácil reproducción; asimismo, este grupo fúngico facilita una mayor absorción de los nutrientes del suelo y mejora la tolerancia al estrés biótico y abiótico en los cultivos. Por dicho motivo, su aplicación contribuye al desarrollo sostenible de la agricultura y permite responder a la actual demanda de alimentos sanos e inocuos en México.

Conclusiones

Como se puede apreciar en esta revisión, en los últimos años se han identificado nuevos compuestos producidos por diversas especies de *Trichoderma*, que resultan valiosos para el desarrollo de una agricultura más sostenible; es por ello que la búsqueda, el aislamiento y la identificación de nuevas especies de este género fúngico es de interés para la agricultura en México.

Trichoderma ha demostrado capacidad para colonizar rápidamente la zona de la rizosfera, lo que le permite competir por alimento y espacio con un gran número de hongos fitopatógenos; además, contribuye a mejorar la asimilación de nutrientes y el fortalecimiento del sistema inmunitario de la planta.

Muchas especies de *Trichoderma* spp. sobreviven a fungicidas sistémicos y de contacto, por lo que pueden utilizarse en el manejo integrado de enfermedades. Esto permite reducir la toxicidad de los ingredientes activos y complementar su actividad. Por otro lado, resaltamos la utilidad de cepas como *Trichoderma reesei* y *Trichoderma longibrachiatum* en la bioindustria.

Con este trabajo, queremos contribuir a aprovechar los datos respecto de *Trichoderma* spp. que ya se han publicado y tomarlos como puntos de partida para futuras investigaciones orientadas al sector agrícola de México, que permitan superar el cerco que se presenta cuando se llevan a campo abierto organismos seleccionados en pruebas *in vitro* o en invernadero y no se obtienen los resultados esperados. Es urgente cambiar el esquema actual de producción de alimentos, sustratos energéticos y productos agroindustriales, implementando metodologías sostenibles, que impliquen menor contaminación de los ecosistemas y menos daños a la salud. En este sentido, *Trichoderma* es una alternativa interesante para resolver problemáticas fitosanitarias y ambientales, por lo que concluimos que este agente de biocontrol es meritorio de más investigaciones en México.

Financiación

Esta investigación fue apoyada por el Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias (INIFAP), Campo Experimental Zacatepec, número 168369; y la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, número 100420500.

Conflicto de intereses

Los autores declaran no tener conflictos de interés.

Bibliografía

1. Adams P, DeLeij FAAM, Lynch JM. *Trichoderma harzianum* Rifai 1295-22 Mediates growth promotion of crack willow (*Salix fragilis*) samplings in both clean and metal-contaminated soil. Microb Ecol. 2007;54:306–13.
2. Ajay T, Ramji S, Durga P. Compatibility *Trichoderma harzianum* with systemic and two non-systemic fungicides of *in vitro*. Asian J Crop Sci. 2018;10:174–9.
3. Akrami M, Golzari H, Ahmadzadeh M. Evaluation of different combinations of *Trichoderma* species for controlling *Fusarium* rot of lentil. Afr. J. Biotechnol. 2011;10:2653–8.
4. Alabdalall AH, Aldakheel FA, Ababutain IM, Chakroun H, Alghamdi AI, Hammami I, Al Dosary SK, Youssef TE, Albarrag AM, Aldakeel SA, Nada Al Qurin RA, ElKomy HM. Degradation of 2,6-dicholorophenol by Trichoderma longibraciatum isolated from an industrial soil sample in Dammam, Saudi Arabia. Sci Rep. 2022;12:2940.
5. Alejo JC, Koh FA, Súarez JMT, Ramírez AR, Angulo MG. Efecto de la interacción dual de especies de *Trichoderma* en el crecimiento de *Capsicum chinense* Jacq. Agrociencia. 2021;55:681–93.
6. Alkooranee JT, Aledan TR, Ali AK, Lu G, Zhang X. Detecting the hormonal pathways in oilseed rape behind induced systemic resistance by *Trichoderma harzianu*m TH12 to *Sclerotinia sclerotiorum*. PLoS One. 2017;12:e0168850.
7. Alkooranee JT, Yin Y, Aledan TR, Jiang Y, Lu G, Ju J, Li M. Systemic resistance to powdery mildew in *Brassica napus* (AACC) and *Raphanus alboglabra* (RRCC) by *Trichoderma harzianum* TH12. PLoS One. 2015;10:0142177.
8. Altomare C, Norvell WA, Björkman T, Harman GE. Solubilization of phosphates and micronutrients by the plant-growth-promoting and biocontrol fungus *Trichoderma harzianum* Rifai. Appl Environ Microbiol. 1999;65:2926–33.
9. Andrade-Hoyos P, Silva-Rojas HV, Romero-Arenas O. Endophytic *Trichoderma* Species Isolated from *Persea americana* and *Cinnamomum verum* Roots Reduce Symptoms Caused by *Phytophthora cinnamomi* in Avocado. Plants (Basel). 2020;9:1220.
10. Bakhat HF, Bibi N, Zia Z, Abbas S, Hammad HM, Fahad S, Ashraf MR, Shah GM, Rabbani F, Saeed S. Silicon mitigates biotic stresses in crop plants: a review. Crop Prot. 2018;104:21–34.
11. Bartels S, Boller T. Quo vadis Pep Plant elicitor peptides at the crossroads of immunity, stress and development. J Exp Bot. 2015;66:5183–93.
12. Błaszczyk L, Siwulski M, Sobieralski K, Lisiecka J, Jędryczka M. *Trichoderma* spp.–application and prospects for use in organic farming and industry. J Plant Prot Res. 2014;54:309–17.
13. Bokade P, Purohit HJ, Bajaj A. Myco-remediation of chlorinated pesticides: insights into fungal metabolic system. Indian J Microbiol. 2021;61:237–49.
14. Boller T, Felix G. A renaissance of elicitors: perception of microbe- associated molecular patterns and danger signals by pattern-recognition receptors. Annu Rev Plant Biol. 2009;60:379–406.
15. Camacho-Luna V, Flores-Moctezuma HE, Rodríguez-Monroy M, Montes-Belmont R, Sepúlveda-Jiménez G. Inducción de la respuesta de defensa de plantas de cebolla en la interacción con *Trichoderma asperellum* y *Alternaria porri*. Rev Mex Cienc Agric. 2021;12:685–98.
16. Candelero DJ, Cristóbal AJ, Reyes RA, Tun SJM, Gamboa AMM, Ruíz SE. *Trichoderma* spp. promotoras del crecimiento en plántulas de *Capsicum chinense* Jacq. y antagónicas contra *Meloidogyne incognita*. Phyton. 2015;84:113–9.
17. Chávez-Díaz IF, Zelaya-Molina LX, Cruz-Cárdenas CI, Rojas-Anaya E, Ruíz-Ramírez S, Santos-Villalobos SDL. Consideraciones sobre el uso de biofertilizantes como alternativa agro-biotecnológica sostenible para la seguridad alimentaria en México. Rev Mex Cienc Agric. 2020;11:1423–36.
18. Chet I, Inbar J, Hadar I. Fungal antagonists and mycoparasites. En: Wicklow DT, Söderström B, editores. The Mycota. IV. Environmental and microbial relationships. Berlín, Alemania: Springer; 1997. p. 165–84.
19. Contreras CHA. *Trichoderma virens*, a plant beneficial fungus, enhances biomass production and promotes lateral root growth through an auxin-dependent mechanism in Arabidopsis. Plant Physiol. 2009;149:1579–92.
20. Córdova-Albores LC, Zelaya-Molina LX, Ávila-Alistac N, Valenzuela-Ruíz V, Cortés-Martínez NE, Parra-Cota FI, Santos-Villalobos SDL. Potencial de las ciencias ómicas en la bioprospección de agentes microbianos de control biológico: el caso de la agro-biotecnología mexicana. Rev Mex Fitopatol. 2021;39:147–84.
21. Correa OS, Soria MA. Potential of Bacilli for Biocontrol and Its Exploitation in Sustainable Agriculture. En: Maheshwari D, editor. Plant growth and health promoting bacteria. Berlín, Heidelberg: Springer; 2010. p. 197–209.
22. Cruz-Cárdenas CI, Zelaya Molina LX, Sandoval Cancino G, Santos Villalobos SDL, Rojas Anaya E, Chávez Díaz IF, Ruíz Ramírez S. Utilización de microorganismos para una agricultura sostenible en México: consideraciones y retos. Rev Mex Cien Agric. 2021;12:899–913.
23. Cuervo-Parra JA, Ramírez-Suero M, Sánchez-López V, Ramírez-Lepe M. Antagonistic effect of *Trichoderma harzianum* VSL 291 on phytopathogenic fungi isolated from cocoa (*Theobroma cacao*) fruits. Afr J Biotechnol. 2011;10:10657–63.
24. Cuervo-Parra JA, Sánchez-López V, Romero-Cortes T, Ramírez-Lepe M. Hypocrea/*Trichoderma viridescens* ITV43 with potential for biocontrol of *Moniliophthora roreri* Cif & Par, *Phytophthora megasperma* and *Phytophthora capsici*. Afr J Microbiol Res. 2014;8:1704–12.
25. Daaboub A, Radouane N, Tahiri A, Belabess Z, Amiri S, Kowalska J, Lahlali R. Control biológico utilizando microorganismos beneficiosos como alternativa a los fungicidas sintéticos para el manejo de la enfermedad del tizón tardío. Patata Res. 2022;65:991–1013.
26. De Ita MAV, Lezama CP, Simon AB, Morales MA, Huerta LM, Laug GB, Romero AO. *In vitro* Antagonism of Strains of *Trichoderma* spp., on Pathogenic Fungi of Nopal Vegetable. J Pure Appl Microbiol. 2020;14:1345–52.
27. Dilnashin H, Birla H, Hoat TX, Singh HB, Singh SP, Keswani C. Applications of agriculturally important microorganisms for sustainable crop production. En: Sharma V, Salwan R, Tawfeeq Al-A, editores. Molecular aspects of plant beneficial microbes in agriculture. Academic Press; 2020. p. 403–15.

28. Dodds PN, Rathjen JP. Plant immunity: towards an integrated view of plant pathogen interactions. Nat Rev Genet. 2010;11:539–48.
29. Eapen S, Singh S, D'Souza SF. Advances in development of transgenic plants for remediation of xenobiotic pollutants. Biotechnol Adv. 2007;25:442–51.
30. Elshafie HS, Camele I, Sofo A, Mazzone G, Caivano M, Masi S, Caniani D. Mycoremediation effect of *Trichoderma harzianum* strain T22 combined with ozonation in diesel-contaminated sand. Chemosphere. 2020;252:126597.
31. Ferreira RMC, Ilkiu BF, Corsi FMC, Gonçalves LA, Barata DSG. Morphoanatomical and biochemical changes in the roots of rice plants induced by plant growth-promoting microorganisms. J Bot. 2014:1–10.
32. Filote C, Roşca M, Hlihor RM, Cozma P, Simion IM, Apostol M, Gavrilescu M. Sustainable application of biosorption and bioaccumulation of persistent pollutants in wastewater treatment: Current practice. Processes. 2021;9:1696.
33. Frassatto PAC, Casciatori FP, Thoméo JC, Gomes E, Boscolo M, Da Silva R. β-glucosidase production by *Trichoderma reesei* and *Thermoascus aurantiacus* by solid state cultivation and application of enzymatic cocktail for saccharification of sugarcane bagasse. Biomass Convers Biorefin. 2021;11:503–13.
34. Galletti S, Paris R, Cianchetta S. Selected isolates of *Trichoderma gamsii* induce different pathways of systemic resistance in maize upon *Fusarium verticillioides* challenge. Microbiol Res. 2020;233:126–40.
35. Gao H. Continual operation of quality system for drugs and medical devices. Fungalbiol-UK. 2011;115:759–67.
36. Gárnica VA, Barrera OS, Muñoz PE, Raya GJ, Méndez BA, Macías RL, Ruíz HLF, López BJ. The volatile 6-pentyl-2H-pyran-one from *Trichoderma atroviride* regulates *Arabidopsis thaliana* root morphogenesis via auxin signaling and ethylene insensitive 2 functioning. New Phytol. 2016;209:1496–512.
37. Glazebrook J. Contrasting mechanisms of defence against biotrophic and necrotrophic pathogens. Annu Rev Phytopathol. 2005;43:205–27.
38. Goel MK, Mehrotra S. Elicitor-induced cellular and molecular events are responsible for productivity enhancement in hairy root cultures: An insight study. Appl Biochem Biotechnol. 2011;165:1342–55.
39. Harman GE, Howell CR, Viterbo A, Chet I, Lorito M. *Trichoderma* Species- opportunistic, avirulent plant symbionts. Nat Rev Microbiol. 2004;2:43–56.
40. Harman GE, Lorito M, Lynch JM. Uses of *Trichoderma* spp. to alleviate or remediate soil and water pollution. Adv Appl Microbiol. 2004;56:313–30.
41. Harman GE. Multifunctional fungal plant symbionts: new tools to enhance plant growth and productivity. New Phytologist. 2011;189:647–9.
42. Hermosa R, Viterbo A, Chet I, Monte E. Plant-beneficial effects of *Trichoderma* and of its genes. Microbiology. 2012;158:17–25.
43. Hernández-Melchor DJ, Ferrera-Cerrato R, Alarcón A. *Trichoderma*: importancia agrícola, biotecnológica, y sistemas de fermentación para producir biomasa y enzimas de interés industrial. Chil J Agric Anim. 2019;35:98–112.
44. Herrera PECJR. *Trichoderma* strains as growth promoters in *Capsicum annuum* and biocontrol agents in *Meloidogyne incognita*. Chilean J Agric Res. 2017;77:318–24.
45. Hexon AC, Lourdes MR, Carlos CP, Jose LB. *Trichoderma virens*, a plant beneficial fungus, enhances biomass production and promotes lateral root growth through an auxin-dependent mechanism in Arabidopsis. Plant Physiol. 2009;149:1579–92.
46. Hoyos CL, Orduz S, Bissett J. Growth stimulation in bean (*Phaseolus vulgaris* L.) by *Trichoderma*. Biol Control. 2009;51:409–16.
47. Kabdwal BC, Sharma R, Tewari R, Tewari A, Singh R, Dandona J. Field efficacy of different combinations of *Trichoderma harzianum*, *Pseudomonas fluorescens*, and arbuscular mycorrhiza fungus against the major diseases of tomato in Uttarakhand (India). Egypt J Biol Pest Control. 2019;29:1–10.
48. Kang DJ, Kim JY, Choi JN, Liu KH, Lee CH. Chemotaxonomy of *Trichoderma* spp. using mass spectrometry-based metabolite profiling. J Microbiol Biotechnol. 2011;21:5–13.
49. Kang Y, Kim M, Shim C, Bae S, Jang S. Potential of algae–bacteria synergistic effects on vegetable production. Front Plant Sci. 2021;12:656–62.
50. Kashyap PL, Rai P, Srivastava AK, Kumar S. *Trichoderma* for climate resilient agriculture. World J Microbiol Biotechnol. 2017;33:155.
51. Katayama A, Matsumura F. Degradation of organochlorine pesticides, particularly endosulfan, by *Trichoderma harzianum*. Environ Toxicol Chem. 1993;12:1059–65.
52. Khan MS, Zaidi A, Ahemad M, Oves M, Wani PA. Plant growth promotion by phosphate solubilizing fungi–current perspective. Arch Agron Soil Sci. 2010;56:73–98.
53. Kubicek CP, Herrera EA, Seidl SV, Martinez DA, Druzhinina IS, Thon M, Zeilinger S, Casas FS, Horwitz BA, Mukherjee PK, Mukherjee M, Kredics L, Alcaraz LD, Aerts A, Antal Z, Atanasova L, Cervantes BMG, Challacombe J, Chertkov O, McCluskey K, Coulpier F, Deshpande N, Döhren HV, Ebbole DJ, Esquivel NEU, Fekete E, Flipphi M, Glaser F, Gómez EY, Gruber S, Han C, Henrissat B, Hermosa R, Hernández OM, Karaffa L, Kosti I, Crom LS, Lindquist E, Lucas S, Lübeck M, Lübeck PS, Margeot A, Metz B, Misra M, Nevalainen H, Markus O, Packer N, Perrone G, Uresti EE, Salamov A, Schmoll M, Seibpth Bernhard S, Shapiro H, Sukno S, Tamayo R, Tisch D, Wiest A, Wilkinson HH, Zhang M, Coutinho PM, Kenerley CM, Monte E, Baker SE, Grigoriev IV. Comparative genome sequence analysis underscores mycoparasitism as the ancestral lifestyle of *Trichoderma*. Genome Biol. 2011;12:R40.
54. Landero VN, Lara VFM, Rodríguez OA, Pérez VA, Ortíz HA. *Trichoderma* posible micoparásito de *Sporisorium reilianum* y su influencia en el rendimiento del maíz. Entreciencias: Diálogos Soc Conoc. 2019;7:13–23.
55. Landero VN, Nieto AD, Téliz OD, Alatorre RR, Ortíz GCF, Orozco SM. Biological control of anthracnose by postharvest application of *Trichoderma* spp. On maradol papaya fruit. Biol Control. 2015;91:88–93.
56. López-Ferrer UD, Brito-Vega H, López-Morales D, Salaya-Domínguez JM, Gómez-Méndez E. Papel de *Trichoderma* en los sistemas agroforestales - cacaotal como un agente antagónico. Trop Subtrop Agroecosystems. 2017;20:91–100.
57. López-Valenzuela BE, Argenta-Bojórquez AD, Hernández-Verdugo S, Apodaca-Sánchez MA, Samaniego-Gaxiola JA, Leyva-Madrigal KY, Valdez-Ortiz A. Selección in vitro y selección de aislados de *Trichoderma* spp. y *Bacillus* spp. nativos para el control de *Phytomatotrichopsis omnívora*. ITEA. 2015;111:310–25.
58. Manzar N, Kashyap AS, Goutam RS, Rajawat MVS, Sharma PK, Sharma SK, Singh HV. *Trichoderma*: Advent of versatile biocontrol agent, its secrets and insights into mechanism of biocontrol potential. Sustainability. 2022;14:12786.
59. Martínez-Martínez TO, Guerrero-Aguilar BZ, Pecina-Quintero V, Rivas-Valencia P, González-Pérez E, Angeles-Núñez JG. Antagonismo de *Trichoderma harzianum* contra la fusariosis del garbanzo y su efecto biofertilizante. Rev Mex Cienc Agric. 2020;11:1135–47.

60. Martínez-Medina A, Del Mar Alguacil M, Pascual JA, Van Wees SC. Phytohormone profiles induced by *Trichoderma* isolates correspond with their biocontrol and plant growth-promoting activity on melon plants. J Chem Ecol. 2014;40:804–15.
61. Martínez-Salgado SJ, Andrade-Hoyos P, Parraguirre-Lezama C, Rivera-Tapia A, Luna-Cruz A, Romero-Arenas O. Biological control of charcoal rot in penaut crop through strains of *Trichoderma* spp., in Puebla. Mexico. Plants. 2021;10:2630.
62. Martínez-Salgado SJ, Andrade-Hoyos P, Romero-Arenas O. Control *in vitro* de *Fusarium* sp. asociado al cultivo de cebolla mediante *Trichoderma harzianum*. Rev Mex fitopatol. 2021;39:314–28.
63. Mastouri F, Björkman T, Harman GE. Seed treatment with *Trichoderma harzianum* alleviates biotic, abiotic, and physiological stresses in germinating seeds and seedlings. Phytopathology. 2010;100:1213–21.
64. Matas-Baca MÁ, Urías García C, Pérez-Álvarez S, Flores-Córdova MA, Escobedo-Bonilla CM, Magallanes-Tapia MA, Sánchez-Chávez E. Morphological and molecular characterization of a new *autochthonous Trichoderma* sp. isolate and its biocontrol efficacy against *Alternaria* sp. Saudi J Biol Sci. 2022;29:2620–5.
65. Mayo S, Gutierrez S, Malmierca MG, Lorenzana A, Campelo MP, Hermosa R, Casquero PA. Influence of *Rhizoctonia solani* and *Trichoderma* spp. in growth of bean (*Phaseolus vulgaris* L.) and in the induction of plant defense-related genes. Front Plant Sci. 2015;6:1–11.
66. Michel Aceves AC, Otero Sánchez MA, Díaz Castro A, Martínez Rojero RD, Ariza Flores R, Barrios Ayala A. Biocontrol de la «escoba de bruja» del mango, con *Trichoderma* spp., en condiciones de campo. Rev Mex Fitopatol. 2013;31:1–12.
67. Miguel-Ferrer L, Romero-Arenas O, Andrade-Hoyos P, Sánchez-Morales P, Rivera-Tapia JA, Fernández-Pavía SP. Antifungal activity of *Trichoderma harzianum* and *T. koningiopsis* against *Fusarium solani* in seed germination and vigor of Miahuateco chiliseedlings. Mexican J Phytopathol. 2021;39.
68. Moo Koh FA, Cristóbal Alejo J, Reyes Ramírez A, Tun Suárez JM, Gamboa Angulo M, Islas-Flores IR. Incompatibilidad interespecífica de especies de *Trichoderma* contra *Meloidogyne incognita* en *Solanum lycopersicum*. Scientia fungorum. 2018;47:37–45.
69. Morales-Mora LA, Andrade-Hoyos P, Valencia de Ita A, Romero-Arenas O, Silva-Rojas HV, Contreras-Paredes CA. Caracterización de hongos asociados al cultivo de fresa y efecto antagonista *in vitro* de *Trichoderma harzianum*. Rev Mex Fitopatol. 2020;38:434–49.
70. Mukherjee M, Mukherjee PK, Horwitz BA. *Trichoderma*–plant–pathogen Interactions: advances in genetics of biological control. Indian J Microbiol. 2012;52:522–9.
71. Nawaz K, Shahid AA, Bengyella L, Subhani MN, Ali M, Anwar W, Iftikhar S, Ali SW. Diversity of *Trichoderma* species in chili rhizosphere that promote vigor and antagonism against virulent *Phytophthora capsici*. Sci Hortic. 2018;239:242–52.
72. Nguyen DTC, Le HTN, Do TS, Pham VT, Tran DL, Ho VTT, Tran TV, Nguyen DC, Nguyen TD, Bach LG, Ha HKP, Doan VT. Metal-organic framework MIL-53(Fe) as an adsorbent for ibuprofen drug removal from aqueous solutions: respages. surface modeling and optimization. J Chem. 2019;2019:1–11.
73. Nosir WS. *Trichoderma harzianum* as a growth promoter and bio-control agent against *Fusarium oxysporum* f. sp. *tuberosi*. Adv Crop Sci Technol. 2016;4:217.
74. Ortiz-Hernández ML, Rodríguez A, Sánchez-Salinas E, Castrejón-Godínez ML. Bioremediation of soils contaminated with pesticides: experiences in Mexico. En: Alvarez A, Polti M, editores. Bioremediation in Latin America. Cham: Springer; 2017. p. 69–99.
75. Parmar HJ, Bodar NP, Lakhani HN, Patel SV, Umrania VV, Hassan MM. Production of lytic enzymes by *Trichoderma* strains during *in vitro* antagonism with *Sclerotium rolfsii*, the causal agent of stem rot of groundnut. Afr J Microbiol Res. 2015;9:365–72.
76. Parrilli M, Sommaggio D, Tassini C, Di Marco S, Osti F, Ferrari R, Metruccio E, Masetti A, Burgio G. The role of *Trichoderma* spp. and silica gel in plant defence mechanisms and insect response in vineyard. Bull Entomol Res. 2019;109:771–80.
77. Peláez-Álvarez A, Santos-Villalobos SDL, Yépez EA, Parra-Cota FI, Reyes-Rodríguez RT. Efecto sinérgico de *Trichoderma asperellum* T8A y captan 50® contra *Colletotrichum gloeosporioides* (Penz.). Rev Mexicana Cienc Agric. 2016;7:1401–12.
78. Pelcastre MI, Ibarra JV, Navarrete AM, Rosas JC, Sandoval OA. Bioremediation perspectives using autochthonous species of *Trichoderma* sp. for degradation of atrazine in agricultural soil from the Tulancingo Valley, Hidalgo, Mexico. Trop Subtrop Agroecosystems. 2013;16:265–76.
79. Pinzón ELF, Candelero CJ, Tun SJM, Reyes OV, Cristóbal AJ. Control de *Meloidogyne incognita* en tomate (*Solanum lycopersicum* L.) con la aplicación de *Trichoderma harzianum*. Fitosanidad. 2015;19:5–11.
80. Prajapati S, Kumar N, Kumar S, Maurya S. Biological control a sustainable approach for plant diseases management: A review. J Pharmacogn Phytochem. 2020;9:1514–23.
81. Qi WZ, Zhao L. Study of the siderophore-producing *Trichoderma asperellum* Q1 on cucumber growth promotion under salt stress. J Basic Microbiol. 2013;53:355–64.
82. Rai N, Limbu AK, Joshi A. Impact of *Trichoderma* sp. in agriculture: A mini-review. J Biol Today's World. 2020;9:1–5.
83. Rivera A, Ramírez LC, Lezama CP, Simon AB, Garcia BL, Romero-Arenas O. Evaluation of cytotoxic and genotoxic risk derived from exposure to pesticides in corn producers in Tlaxcala, Mexico. Appl Sci. 2022;12:9050.
84. Romero-Arenas O, Lezama C, Morales P, Olguín JF, Jarquín D. Biological Control of *Fusarium oxysporum* in tomato seedling production with Mexican strains of *Trichoderma*. En: Askun T, editor. Fusarium Plant Diseases, Pathogen Diversity, Genetic Diversity, Resistance and Molecular Markers. InTech; 2018. p. 155–68.
85. Salas MA, Silva MA, Uresti EE, Castro E, Herrera A, Casas FS. Colonization of Arabidopsis roots by *Trichoderma atroviride* promotes growth and enhances systemic diseases resistance through jasmonic acid/ethylene and salicylic acid pathways. Eur J Plant Pathol. 2011;131:15–26.
86. Salas-Marina MA, Isordia-Jasso MI, Islas-Osuna MA, Delgado-Sánchez P, Jiménez-Bremont JF, Rodríguez-Kessler M, Rosales-Saavedra MT, Herrera-Estrella A, Casas-Flores S. The Epl1 and Sm1 proteins from *Trichoderma atroviride* and *Trichoderma virens* differentially modulate systemic disease resistance against different life style pathogens in *Solanum lycopersicum*. Front Plant Sci. 2015;6:77.
87. Santos-Villalobos SS, Guzmán-Ortíz DA, Gómez-Lim MA, Délano-Frier JP, De Folter S, Prometeo SG, Peña-Cabriales JJ. Potential use of *Trichoderma asperellum T8a* as biological control agent against anthracnose in mango (*Mangifera indica* L.). Biol Control. 2013;64:37–44.
88. Sharma A, Salwan R, Sharma V. Extracellular proteins of *Trichoderma* and their role in plant health. S Afr J Bot. 2022;147:359–69.
89. Sood M, Kapoor D, Kumar V, Sheteiwy MS, Ramakrishnan M, Landi M, Sharma A. *Trichoderma*: The «secrets» of a multitalented biocontrol agent. Plants. 2020;9:762.
90. Srivastava M, Mohammad S, Pandey S, Vipul K, Singh A, Shubha T, Srivastava Y, Shivram. *Trichoderma*: A scientific approach against soil borne pathogens. Afr J Microbiol Res. 2015;9:2377–84.

91. Suzuki K, Yano A, Nishiuchi T, Nakano T. Comprehensive analysis of early response genes to two different microbial elicitors in tobacco cells. Plant Sci. 2007;173:291–301.
92. Tagu D, Lapeyrie F, Martin F. The ectomycorrhizal symbiosis: genetics and development. Plant Soil. 2002;244:97–105.
93. Thilagavathi R, Saravanakumar D, Ragupathi N, Samiyappan R. A combination of biocontrol agents improves the management of dry root rot (*Macrophomina phaseolina*) in greengram. Phytopathol Mediterr. 2007;46:157–67.
94. Trejo-Raya AB, Rodríguez-Romero VM, Bautista-Baños S, Quiroz-Figueroa FR, Villanueva-Arce R, Durán-Páramo E. Effective in vitro control of two phytopathogens of agricultural interest using cell-free extracts of pseudomonas fluorescens and chitosan. Molecules. 2021;26:6359.
95. Tripathi P, Singh PC, Mishra A, Chauhan PS, Dwivedi S, Bais RT, Tripathi RD. *Trichoderma*: a potential bioremediator for environmental cleanup. Clean Technol Environ Policy. 2013;15:541–50.
96. Valencia IMA, Huerta FJ, Parraguirre LC, Báez SA, Landeta CG, Romero AO. Bio-Controller effect of four native strains of *Trichoderma* spp., on *Phytophthora capsici* in manzano chili (*Capsicum pubescens*) in Puebla, Mexico. J Pure Appl Microbiol. 2021;15:998–1005.
97. Van Wees SCM, de Swart EAM, van Pelt JA, van Loon LC, Pieterse CMJ. Enhancement of induced disease resistance b simultaneous activation of salicylate- and jasmonate-dependent defense pathways in *Arabidopsis thaliana*. PNAS. 2000;97:8711–6.
98. Vázquez MM, César S, Azcón R, Barea JM. Interactions between arbuscular mycorrhizal fungi and other microbial inoculants (*Azospirillum*, *Pseudomonas*, *Trichoderma*) and their effects on microbial population and enzyme activities in the rhizosphere of maize plants. Appl Soil Ecol. 2000;15:261–72.
99. Velázquez RR, Contreras CHA, Macias RL. Role of the 4-phosphopantetheinyl transferase of *Trichoderma virens* in secondary metabolism and induction of plant defense responses. Mol Plant Microbe Interact. 2011;24:1459–71.
100. Verma M, Brar KS, Tyagi DR, Surampilli YR, Valéro RJ. Antagonistic fungi, *Trichoderma* spp.: Panoply of biological control. Biochem Eng J. 2007;37:1–20.
101. Verma SK, Sahu PK, Kumar K, Pal G, Gond SK, Kharwar RN, White JF. Endophyte roles in nutrient acquisition, root system architecture development and oxidative stress tolerance. J Appl Microbiol. 2021;131:2161–77.
102. Vinale F, Ghisalbertic EL, Sivasithamparamb K, Marra R, Ritieni A, Ferracane R, Woo S, Lorito M. Factors affecting the production of *Trichoderma harzianum* secondary metabolites during the interaction with different plant pathogens. Lett Appl Microbiol. 2009;48:705–11.
103. Vinale F, Sivasithamparam K, Ghisalberti EL, Marra R, Woo S, Lorito M. *Trichoderma*-plant-pathogen interactions. Soil Biol Biochem. 2008;40:1–10.
104. Vlot AC, Sales JH, Lenk M, Bauer K, Brambilla A, Sommer A, Chen Y, Wenig M, Nayem S. Systemic propagation of immunity in plants. New Phytol. 2021;229:1234–50.
105. Wang M, Gao L, Dong S, Sun Y, Shen Q, Guo S. Role of silicon on plant–pathogen interactions. Front Plant Sci. 2017;8:701.
106. Ying Tzu L, San Gwang H, Yuh Ming H, Cheng Hua H. Effects of *Trichoderma asperellum* on nutrient uptake and *Fusarium* wilt of tomato. Crop Protec. 2018;110:275–82.
107. Yuan M, Huang Y, Ge W, Jia Z, Song S, Zhang L, Huang Y. Involvement of jasmonic acid, ethylene and salicylic acid signaling pathways behind the systemic resistance induced by *Trichoderma longibrachiatum* H9 in cucumber. BMC Genom. 2019;20:1–13.
108. Zafra G, Moreno-Montaño A, Absalón ÁE, Cortés-Espinosa DV. Degradación de hidrocarburos aromáticos policíclicos en el suelo por una cepa tolerante de *Trichoderma asperellum*. Entorno Sci Contaminante Res. 2015;22:1034–42.
109. Zin NA, Badaluddin NA. Biological functions of *Trichoderma* spp. for agriculture applications. Ann Agric Sci. 2020;65:168–78.