

PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS, NATURALES Y AMBIENTALES
CARRERA DE MICROBIOLOGÍA

Mecanismos de acción antagónica de *Trichoderma spp.* y su aplicación en el control biológico.

Monografía previa a la obtención del título de Licenciado en Microbiología

Josué Matías Mendoza Pérez

Quito, 2025

CERTIFICADO

Certifico que la Monografía de la Carrera de Microbiología, del Sr. Josué Matías Mendoza Pérez ha sido concluida de conformidad con las normas establecidas; por lo tanto, puede ser presentada para la calificación correspondiente.



Mtr. Jeniffer Marcela Yáñez Altuna

Tutora de monografía

Quito, 04 de julio de 2025

DEDICATORIA

El presente trabajo de investigación lo dedico primeramente a Dios, por haberme dado la fuerza y perseverancia para poder alcanzar nuevas metas, nuevos sueños y nuevas inspiraciones a lo largo de la carrera.

A mi madre, Elizabeth Pérez, y a mi abuelita, Ana María Carvajal, por ser el apoyo incondicional de este camino denominado vida, por ser la alegría de mis días y la fuente de inspiración para mi superación personal.

A mi abuelito, José Efraín Pérez, que toda mi vida le consideraré como mi padre, gracias por darme la oportunidad de conocer esta hermosa carrera, gracias por los consejos, gracias por ser un ejemplo nato de ser humano, padre, amigo y hombre.

A ti, que estuviste desde el primer día, gracias por todo el apoyo brindado, gracias por los consejos, gracias por la motivación y la comprensión en los momentos más difíciles.

A mis amigas de la universidad, Renata Noboa, Camila Chávez y Ainhoa Maldonado, por ser el apoyo incondicional en la trayectoria de la carrera, por las risas y todos los momentos inolvidables que pasamos juntos. Hicieron de esta etapa de mi vida la mejor.

A los profesores que compartieron todos sus conocimientos y experiencias en cada materia brindada, sin ustedes esto no sería posible.

A todos aquellos que me brindaron una mano a lo largo de la carrera, LFCB y Laboratorio de Microbiología del Hospital Militar, con su experiencia, enseñanza y conocimiento fueron una pieza fundamental para poder avanzar y cumplir esta meta.

A todos los que conforman mi familia, sin ustedes, sin su apoyo, sin sus consejos esto no hubiera sido posible.

A mis amigos de la vida y de la iglesia, que, con su apoyo, con las noches de desvelada, con las carcajadas, con los momentos divertidos que he tenido a su lado han sido una pieza fundamental para ser resiliente en la carrera. Su amistad ha sido un pilar fundamental.

JOSUÉ

Tabla de Contenido

1.	RESUMEN.....	1
2.	ABSTRACT.....	3
3.	INTRODUCCIÓN.....	5
4.	OBJETIVOS.....	9
4.1.	OBJETIVO GENERAL.....	9
4.2.	OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	9
5.	DESARROLLO TEÓRICO.....	10
5.1	Agentes de biocontrol en la agricultura	10
5.1.1	La necesidad del control biológico	10
5.1.3	Microorganismos como agentes de biocontrol	14
5.2	<i>Trichoderma</i> spp.: Taxonomía y Ecología.....	17
5.2.1	Clasificación y diversidad de <i>Trichoderma</i>	17
5.2.2	Interacciones ecológicas de <i>Trichoderma</i>	19
5.3	Mecanismos de acción antagónica de <i>Trichoderma</i> spp. contra fitopatógenos.....	22
5.3.1	Micoparasitismo	22
5.3.2	Competencia.....	27
5.3.3	Antibiosis	29
5.3.4	Aplicaciones de <i>Trichoderma</i> spp. en el control biológico de enfermedades en cultivos clave.....	34
6.	CONCLUSIONES	39
7.	REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	41
8.	FIGURAS.....	46

1. RESUMEN

El género *Trichoderma* agrupa especies fúngicas de gran relevancia microbiológica, caracterizadas por su notable adaptabilidad y elevada capacidad reproductiva. Su interacción con las plantas es predominantemente mutualista, confiriendo múltiples beneficios que optimizan el desarrollo vegetal. Específicamente, *Trichoderma* spp. mejoran la absorción de nutrientes, lo que se traduce en un crecimiento más robusto, y aumentan la tolerancia de las plantas a diversos tipos de estrés, tanto bióticos como abióticos. Adicionalmente, estos hongos son capaces de promover directamente el crecimiento vegetal mediante la producción de compuestos bioactivos que modulan las vías de señalización de fitohormonas en la planta, resultando en incrementos significativos del área y la longitud radicular, fundamentales para la captación de recursos. La capacidad de *Trichoderma* para antagonizar fitopatógenos es un pilar de su aplicación como agente de control biológico. Sus mecanismos antagónicos son diversos y bien documentados. El micoparasitismo es una estrategia directa, donde *Trichoderma* ataca y degrada las hifas de los patógenos. Este proceso es mediado por la secreción de potentes enzimas líticas, como quitinasas y glucanasas, que hidrolizan los componentes estructurales de las paredes celulares de los hongos patógenos, facilitando la penetración de las hifas de *Trichoderma*. Otro mecanismo crucial es la competencia por recursos. *Trichoderma* spp. son colonizadores eficientes de la rizosfera, lo que les permite superar a los patógenos en la apropiación de espacio y nutrientes esenciales. Un ejemplo notorio es la producción de sideróforos, compuestos quelantes que secuestran eficientemente el hierro del suelo, un micronutriente vital, limitando así su disponibilidad para los microorganismos patógenos. La antibiosis representa un tercer mecanismo, implicando la secreción de una variedad de metabolitos secundarios tóxicos. Estos incluyen terpenos, pironas y peptaiboles, que exhiben una potente actividad antimicrobiana, inhibiendo directamente el crecimiento o la viabilidad de los hongos patógenos. Más allá de la acción directa, *Trichoderma* spp. pueden inducir resistencia sistémica en las plantas (ISR), lo que fortalece las defensas

naturales del hospedero y lo prepara para responder de manera más eficiente ante futuras infecciones. La investigación continua sobre *Trichoderma*, desde su taxonomía hasta sus aplicaciones en cultivos específicos, busca maximizar su potencial como una herramienta sostenible en la protección vegetal.

PALABRAS CLAVE: *Trichoderma*, control biológico, micoparasitismo, antagonismo, resistencia sistémica inducida

2. ABSTRACT

The genus *Trichoderma* groups fungal species of great microbiological relevance, characterized by their remarkable adaptability and high reproductive capacity. Its interaction with plants is predominantly mutualistic, conferring multiple benefits that optimize plant development. Specifically, *Trichoderma* spp. improve nutrient uptake, which results in more robust growth, and increase plant tolerance to various types of stresses, both biotic and abiotic. Additionally, these fungi are capable of directly promoting plant growth through the production of bioactive compounds that modulate phytohormone signaling pathways in the plant, resulting in significant increases in root area and length, which are essential for resource uptake. *Trichoderma*'s ability to antagonize plant pathogens is a pillar of its application as a biological control agent. Their antagonistic mechanisms are diverse and well documented. Mycoparasitism is a direct strategy, where *Trichoderma* attacks and degrades the hyphae of pathogens. This process is mediated by the secretion of potent lytic enzymes, such as chitinases and glucanases, which hydrolyze the structural components of the cell walls of pathogenic fungi, facilitating the penetration of *Trichoderma* hyphae. Another crucial mechanism is competition for resources. *Trichoderma* spp. are efficient colonizers of the rhizosphere, allowing them to outmaneuver pathogens in appropriating space and essential nutrients. A notorious example is the production of siderophores, chelating compounds that efficiently sequester iron from the soil, a vital micronutrient, thus limiting its availability to pathogenic microorganisms. Antibiosis represents a third mechanism, involving the secretion of a variety of toxic secondary metabolites. These include terpenes, pyrones, and peptaiboles, which exhibit potent antimicrobial activity, directly inhibiting the growth or viability of pathogenic fungi. Beyond direct action, *Trichoderma* spp. can induce systemic resistance in plants (SRIs), which strengthens the host's natural defenses and prepares it to respond more efficiently to future infections. Ongoing research on *Trichoderma*, from its taxonomy to its applications in specific crops, seeks to maximize its potential as a sustainable tool in plant protection.

KEY WORDS: *Trichoderma*, biological control, mycoparasitism, antagonism, induced systemic resistance

3. INTRODUCCIÓN

En la actualidad existe preocupación por el futuro ambiental, esto implica que nuestro planeta enfrenta una serie de problemas urgentes, como el cambio climático, la pérdida de la biodiversidad, la contaminación y la escasez de recursos. Debido al aumento significativo de la población a nivel mundial, la contaminación aumenta desmesuradamente causando diferentes enfermedades a plantas alimenticias, medicinales, industriales, ornamentales, etcétera (Cherlinka, 2024). La solución utilizada con frecuencia para tratar este tipo de enfermedades son productos químicos sintéticos, como los fungicidas, a base de compuestos fosforados, clorados, carbamatos, nitroderivados y derivados aromáticos (FRAC, 2019).

Los principales agentes patógenos que provocan las diferentes enfermedades en plantas suelen ser hongos, virus, bacterias, nematodos, entre otros. Algunos ejemplos de microorganismos patógenos son: *Pseudomonas savastanoi*, causa tumores o agallas en las plantas de olivo; *Xanthomonas campestris* pv. *musacearum*, causa marchitez en las plantas de plátano; cucumovirus (Virus mosaico del plátano - BMV), las hojas de la planta afectada muestran una clorosis intervenal que causa pudrición; *Agrobacterium tumefaciens*, bacteria que parasita plantas dicotiledóneas generando tumores; *Xanthomonas campestris*, causa la podredumbre negra, enfermedades vasculares o de manchas foliares en especies de brassica, entre otros.

Según Ormeño Villajos (2024) el número de géneros de patógenos de plantas (fitopatógenos) se estima en unos 8000 (p. 1). Entre los cuáles los principales organismos patógenos son los hongos, y según varias investigaciones se determinó que pueden destruir cada año alrededor de un tercio de los cultivos agroalimentarios. Por lo que, se le da mucha importancia a este tipo de causas, ya que incluso pueden afectar de manera económica. Por ejemplo, en la pérdida de la producción o la baja eficiencia de esta, reduciendo los ingresos que se obtienen por este medio, si la economía de la región está centrada en la agricultura y sus

ingresos, al tener una plaga que afecte a la misma, esta provocaría que el efecto económico de sustentabilidad sea mucho mayor y afecte a la seguridad alimentaria local (Cherlinka, 2024).

El número promedio de especies de hongos es superior a 100,000, de los cuales alrededor de 8,000 son capaces de causar algún tipo de enfermedad en las plantas (Estrada Salazar y Ramírez Galeano, 2019). Esta gran diversidad de hongos fitopatógenos representa una constante amenaza para la producción agrícola, ya que muchos de estos infectan a la flora y sus órganos importantes para su supervivencia. Estos organismos tienen una capacidad adaptativa extremadamente desarrollada, lo cual complica su control con el uso de métodos convencionales. Estos hongos tienen características esenciales que nos pueden ayudar a entender la realidad de estos, muchos de estos son saprofitos, no tienen movimiento, se los considera parásitos y mutualistas, producen grandes cantidades de esporas, son útiles por su versatilidad genética y fisiológica, entre otras. La supervivencia de los hongos fitopatógenos depende de diferentes condiciones, como: temperatura, humedad o la presencia de agua en el ambiente, vectores específicos, compuestos orgánicos y volátiles, pH, por clamidosporas y esclerocios. Las estructuras de reproducción o esporas pueden llegar a soportar rangos de temperaturas y humedad mayores a los comunes (Velázquez et al., 2017). Por este motivo, la mayoría de las plantas pueden ser afectadas en cualquier etapa de su desarrollo por una o más especies de hongos fitopatógenos (Ormeño Villajos, 2024).

Los científicos han desarrollado una alternativa natural que puede combatir este tipo de hongos fitopatógenos; el control biológico, como menciona Marina (2018), la reducción de la población viable o la inhibición de la funcionalidad biológica de un agente patógeno o parásito, tanto en su estado de desarrollo activo como en su forma de resistencia o latencia, puede ser alcanzada de forma espontánea o a través de la implementación de estrategias que modifiquen las condiciones ambientales, influyan en la fisiología o el estado de susceptibilidad del hospedero, o exploten la acción de organismos con capacidad antagonista específica hacia el patógeno o la

plaga que se busca controlar. Este proceso implica una disminución cuantitativa o cualitativa del inóculo o de la capacidad infectiva/parasítica del organismo diana. La revisión bibliográfica ha permitido hallar diferentes investigaciones que demuestran la acción de este microorganismo contra hongos fitopatógenos como *Botrytis cinerea*, *Fusarium oxysporum* y *Rhizoctonia solani* (Infante et al., 2009).

Los microorganismos antagonistas con su alta capacidad reproductiva, habilidad para sobrevivir en ambientes desfavorables, agresividad contra hongos fitopatógenos, etc., (Hernández et al., 2019). Además, se puede utilizar otros mecanismos como controladores biológicos, que se pueden distribuir en dos grandes grupos: los agentes macrobiológicos (insectos, ácaros, nemátodos) y los agentes microbiológicos (hongos, bacterias, virus) (BioProtection Portal, 2025).

Trichoderma es un género de hongo ampliamente estudiado es reconocido por su compleja y multifacética capacidad de interacción con otros organismos. De acuerdo con Osorio-Hernández (2017), este hongo benéfico posee una serie de mecanismos de acción que le permiten suprimir patógenos y promover la salud vegetal. Entre los más destacados se encuentra el micoparasitismo, un proceso en el que *Trichoderma* ataca y se alimenta directamente de otros hongos patógenos, debilitándolos o eliminándolos por completo. Además, del micoparasitismo, *Trichoderma* compite eficazmente con los patógenos por espacio y nutrientes, limitando así el crecimiento y la propagación de organismos perjudiciales en la rizosfera. Este antagonismo se complementa con la antibiosis, un mecanismo mediante el cual *Trichoderma* produce una variedad de compuestos antimicrobianos que inhiben el desarrollo de bacterias y hongos fitopatógenos. Un beneficio adicional y crucial de *Trichoderma* es su capacidad para solubilizar elementos nutritivos que, en su forma original, no son accesibles para las plantas. Esto mejora la disponibilidad de nutrientes esenciales en el suelo, lo que se traduce en un mejor crecimiento y desarrollo de los cultivos. Todos estos procesos combinados confieren a

Trichoderma una característica adicional invaluable para su aplicación en el campo, convirtiéndolo en una herramienta sostenible y eficaz para el manejo integrado de plagas y la promoción del crecimiento vegetal.

La especie *Trichoderma harzianum Rifaii* emerge como un biocontrolador ampliamente utilizado en la agricultura. Tal como señalan González Canelo et al. (2017), su popularidad como agente de biocontrol se debe a su notable habilidad para colonizar sustratos rápidamente, lo que le permite establecerse de manera eficiente en el entorno de la planta. Asimismo, es capaz de inducir resistencia sistémica adquirida en plantas, lo que fortalece la respuesta defensiva general de la planta frente a un espectro más amplio de amenazas. Además de su función protectora, *T. harzianum* es conocido por promover el crecimiento vegetal y poseer una actividad antagonista robusta contra una vasta gama de hongos patógenos, consolidando así su rol como un componente clave en estrategias agrícolas sostenibles.

El conocimiento de esta alternativa en la actualidad para el control de enfermedades en las plantas causadas por hongos y bacterias comienza a tomar importancia gracias a las diferentes investigaciones y hallazgos que se han realizado en estas últimas décadas (González Canelo et al., 2017).

En este contexto, esta investigación pretende realizar una búsqueda exhaustiva de literatura para fomentar la divulgación científica de los diferentes mecanismos antagónicos que posee *Trichoderma* spp. para el control de enfermedades fitopatológicas.

4. OBJETIVOS

4.1. OBJETIVO GENERAL

- Establecer el estado del arte de los mecanismos de acción de *Trichoderma* spp. y su aplicación como control biológico de enfermedades en cultivos agroalimentarios de importancia mundial.

4.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Detallar los mecanismos de acción antagónica utilizados por *Trichoderma* spp. contra hongos fitopatógenos.
- Describir los casos de éxito de *Trichoderma* spp. en el control de enfermedades causadas por diferentes grupos de hongos fitopatógenos en diferentes cultivos de importancia comercial.

5. DESARROLLO TEÓRICO

5.1 Agentes de biocontrol en la agricultura

5.1.1 La necesidad del control biológico

El continuo crecimiento de la población humana impone una exigencia crítica para la búsqueda de alternativas que permitan incrementar la producción de alimentos. Un camino fundamental para alcanzar este objetivo reside en la reducción de las pérdidas de cultivos, las cuales son frecuentemente causadas por organismos patógenos o plagas que dañan las plantas. Actualmente, el principal mecanismo para contrarrestar este problema ha sido el uso de agroquímicos. Si bien estos han desempeñado un papel crucial en la mitigación de los daños en los cultivos, su aplicación conlleva la inherente presencia de toxicidad, lo que genera impactos negativos en la salud humana, el medio ambiente y los ecosistemas. En consecuencia, se hace imperativo replantear y diversificar los métodos para el control de plagas, orientándose hacia soluciones más seguras y sostenibles. En las últimas décadas las naciones del mundo y organizaciones mundiales como la UNESCO comenzaron a preocuparse por el deterioro del medio ambiente. La protección del medio ambiente y el desarrollo del ser humano están estrechamente ligadas en la obtención de un desarrollo sustentable ligado a la salud humana, por lo que se requiere de una alternativa urgente para el desarrollo de investigaciones de métodos biológicos para la protección de cultivos (Guédez,2008).

Los cultivos son amenazados por plagas o enfermedades que provocan pérdidas de rendimiento, que pueden causar hambre y malestar social. En promedio, a escala mundial, entre 10% y 28% de la producción de cultivos se pierde a causa de las plagas o enfermedades (Revisión Científica Del Impacto Del Cambio Climático En Las Plagas De Las Plantas, 2021). Las enfermedades en los cultivos son de dos tipos principalmente: enfermedades bióticas y enfermedades abióticas. Las enfermedades abióticas se originan por una desviación de los

factores ambientales óptimos para el desarrollo de la planta, ya sea por una carencia o un exceso de algún elemento esencial. Es fundamental destacar que, dado que no involucran patógenos infecciosos, estas afecciones no son transmisibles de una planta enferma a una sana. Los síntomas de las enfermedades abióticas son intrínsecamente variados y reflejan directamente la naturaleza del factor ambiental implicado y la intensidad de su desviación respecto a las condiciones ideales. Estas manifestaciones pueden oscilar desde alteraciones leves, como un ligero amarillamiento de las hojas, hasta daños severos, que pueden comprometer seriamente la viabilidad de la planta y, en los casos más extremos, conducir a su muerte (Valencia, 2024).

Las enfermedades bióticas que afectan a las plantas representan un desafío significativo para la agricultura y la salud de los ecosistemas. Estas afecciones son el resultado directo de la infección por un patógeno, un organismo vivo que establece una relación parasitaria con la planta hospedera. La característica distintiva de estos patógenos radica en su capacidad para reproducirse con rapidez y, consecuentemente, diseminarse e infectar otras plantas susceptibles en el entorno, lo que los convierte en agentes de riesgo para la sanidad vegetal a gran escala. Este grupo incluye una amplia gama de agentes infecciosos, como hongos, bacterias, fitoplasmas, plantas parásitas, protozoarios, nemátodos, insectos y virus. Cada uno de estos patógenos posee mecanismos únicos para establecerse, reproducirse y causar daño a la planta hospedera (Valencia, 2024).

El control biológico de plagas se categoriza en tres enfoques principales: conservación, clásico y aumentativo, cada uno con estrategias distintivas para gestionar las poblaciones de organismos nocivos. El control biológico por conservación se centra en el fomento y la protección de los enemigos naturales ya presentes en el ecosistema. Este método busca optimizar las condiciones ambientales para potenciar la supervivencia, reproducción y actividad de las especies beneficiosas autóctonas, en lugar de introducir nuevos organismos. Por otro lado, el control biológico clásico implica la introducción deliberada de enemigos naturales no autóctonos para

combatir especies de plagas invasoras. Este enfoque se aplica típicamente cuando una plaga exótica genera una amenaza significativa. Los especialistas identifican depredadores o parasitoides en el área de origen de la plaga, sometiéndolos a rigurosas pruebas de especificidad para asegurar que no impactarán a especies no objetivo antes de su liberación. El control biológico aumentativo representa una intervención más directa y periódica, que consiste en la liberación intencional de enemigos naturales u organismos beneficiosos en un área determinada para suprimir rápidamente las poblaciones de plagas. A diferencia del enfoque clásico, que busca el establecimiento a largo plazo, el control aumentativo se enfoca en soluciones a corto plazo para problemas de plagas inmediatos. (BioProtection Portal, 2025)

5.1.2 Biocontrol como alternativa sostenible

El concepto de control biológico, o su sinónimo abreviado biocontrol, fue desarrollado en el siglo XIX, cuando se utilizaron organismos vivos o sus metabolitos, para comprimir o eliminar los daños que causaban organismos perjudiciales a las plantas. La Organización Internacional de Lucha Biológica (OILB) define el control biológico como "la utilización de organismos vivos, o de sus productos, para evitar o reducir las pérdidas o daños causados por los organismos nocivos" (Guédez, 2008). En fitopatología, el biocontrol se definió como la capacidad de eliminar la actividad de un patógeno o parásito, en su estado activo, por el hospedero o del antagonista del patógeno o plaga. Tomando en consideración que esta definición actualizada se incluye a depredadores, parásitos, nematodos, hongos, bacterias, protozoos y virus, de igual manera, se eliminaron los genes o fragmentos de genes sin un organismo vivo fueron excluidos (Cotes, 2018).

El desarrollo exitoso de productos de control biológico para la gestión de plagas o patógenos requiere un enfoque inherentemente colaborativo y multidisciplinario. Un equipo idealmente comprende expertos en fitopatología, entomología, agronomía, microbiología, biología molecular e ingeniería de bioprocesos, cuya sinergia es indispensable para abordar la intrincada complejidad de los sistemas biológicos involucrados. Antes de la introducción exitosa

de un agente de control biológico en el mercado, es imperativa una serie de rigurosas evaluaciones. Tras la selección inicial *in vitro* de un aislado microbiano con eficacia probada, se debe proceder con el estudio detallado de su ecología, fisiología y modo de acción. De manera concurrente, es esencial establecer un sistema eficiente para la producción y formulación del agente, con el fin de generar un producto final que garantice una vida útil prolongada y que confiera ventajas competitivas al ser aplicado en el ambiente objetivo. Subsecuentemente, el proceso requiere una escalada a nivel piloto, lo que permite la obtención de cantidades suficientes de producto para realizar evaluaciones exhaustivas en condiciones de invernadero y, crucialmente, en campo. Finalmente, si el producto demuestra atributos técnicos y económicos que aseguren su viabilidad productiva, se procede con su registro y posterior comercialización (Carreón y Fentanes, 2007).

Estas fases de desarrollo avanzadas se integran en las tres técnicas generales de control biológico más reconocidas: la importación (o control biológico clásico), el incremento (o aumentativo) y la conservación. Cada una de estas estrategias puede emplearse de forma individual o, más eficazmente, en combinación dentro de un programa integral de control biológico. En el caso del control biológico clásico, la estrategia se centra en la introducción deliberada de enemigos naturales desde su región de origen a una nueva zona donde una plaga exótica se ha establecido sin sus controladores naturales, con el propósito fundamental de suprimirla de forma permanente. Por otro lado, el control biológico aumentativo busca realzar la eficacia de los enemigos naturales ya presentes en un área determinada mediante la liberación estratégica de individuos criados en insectarios o instalaciones especializadas. Esta técnica puede ser de inundación (grandes cantidades en una liberación) o inoculativa (cantidades menores para establecer poblaciones). La complementariedad entre un desarrollo riguroso de biocontroladores y la aplicación de estas técnicas asegura una aproximación robusta y sostenibles al manejo de plagas y enfermedades (Guédez, 2008).

5.1.3 Microorganismos como agentes de biocontrol

5.1.3.1 *Coniothyrium minitans*

El hongo *Coniothyrium minitans*, conocido comúnmente como *C. minitans*, se ha consolidado como un notable antagonista biológico, altamente valorado por su eficiencia en el biocontrol de la enfermedad del moho blanco. Esta enfermedad es causada principalmente por diversas especies del hongo *Sclerotinia*, entre las especies incluyen *Sclerotinia sclerotiorum*, *Sclerotinia minor* y *Sclerotinia trifoliorum*. La relevancia de *C. minitans* radica en su capacidad para proteger una amplia gama de cultivos susceptibles que son económicamente importantes a nivel global, tales como la lechuga, el frijol, la canola, los pepinos, la gerbera, el crisantemo, el girasol, el espárrago, entre otros. Dentro del mecanismo de acción de este hongo comienza cuando las esporas germinan en el suelo húmedo. Una vez activas, las esporas inician el proceso de parasitismo sobre los esclerocios de las especies de *Sclerotinia*, estas son estructuras de resistencia formadas por los fitopatógenos para sobrevivir en condiciones adversas. Al parasitar estos esclerocios, *C. minitans* logra reducir el número de esclerocios viables, lo que a su vez controla el crecimiento vegetativo del patógeno en sus primeras etapas y disminuye la fuente de inóculo para futuras infecciones. Este proceso de colonización y esporulación sobre las estructuras del patógeno no solo garantiza la multiplicación del biocontrolador, sino también como una herramienta preventiva en la gestión integrada de cultivos. (Moreno-Velandia et al., 2023)

5.1.3.2 *Bacillus spp*

El género *Bacillus*, se posiciona como uno de los principales grupos de microorganismos benéficos empleados para contrarrestar enfermedades causadas por fitopatógenos del suelo. Con la excepción de unas pocas especies patógenas, como *Bacillus cereus* y *Bacillus anthracis*, la mayoría de las especies de *Bacillus* son generalmente reconocidas por sus propiedades seguras o son clasificadas como presuntamente seguras

para su uso en aplicaciones biotecnológicas. Miembros destacados del complejo de especies del grupo *Bacillus subtilis*, incluyendo *Bacillus amyloliquefaciens*, *Bacillus licheniformis* y *Bacillus pumilus*, han demostrado su eficiencia tanto en la promoción del crecimiento vegetal como en el control biológico de fitopatógenos (Moreno-Velandia et al., 2023).

La investigación en el potencial de biocontrol del género *Bacillus* experimentó un impulso considerable tras el descubrimiento de la actividad insecticida de las proteínas Cry, producidas por *Bacillus thuringiensis*. En la actualidad, diversas especies de *Bacillus*, incluyendo *B. subtilis*, *B. pumilus*, *B. amyloliquefaciens* y *B. licheniformis*, son objeto de intenso estudio debido a su notable capacidad para mitigar la incidencia de enfermedades de gran importancia agrícola. Villareal-Delgado et al., (2018) resalta que estas cepas ejercen su acción contra el establecimiento y desarrollo de organismo fitopatógenos a través de una variedad de mecanismos clave. Entre ellos se incluye la excreción de antibióticos, la producción de sideróforos para la competencia por el hierro, la secreción de enzimas líticas que degradan estructuras patógenas, la liberación de toxinas específicas y la inducción de resistencia sistémica en la planta hospedera, fortaleciendo sus defensas internas.

Un atributo distintivo y ventajoso de *Bacillus* es su capacidad de producir endosporas. Este mecanismo de resistencia les confiere la habilidad de prevalecer en los ecosistemas incluso bajo condiciones ambientales adversas, lo que asegura su persistencia y eficacia a largo plazo en aplicaciones agrícolas. Además, como señala Parra-Cota et al. (2024), una amplia variedad de especies del género *Bacillus* ha exhibido una notable actividad antagónica contra diversos microorganismos fitopatógenos que impactan cultivos agrícolas esenciales como el maíz y el arroz, entre otros, consolidando su estatus como un bioagente versátil y prometedor.

5.1.3.3 *Pseudomonas spp*

Las bacterias biocontroladoras del género *Pseudomonas*, caracterizadas por su naturaleza gramnegativa, son ubicuas en los suelos agrícolas y exhiben una notable capacidad para colonizar y prosperar en la rizosfera, la región del suelo directamente influenciada por las raíces de las plantas. La relevancia de estas rizobacterias ha posicionado al género *Pseudomonas* como un eje central en la investigación dirigida al control biológico de fitopatógenos edáficos y en el desarrollo de bioplaguicidas. De hecho, estudios pioneros con especies como *Pseudomonas fluorescens* y *Pseudomonas putida* ya revelaron el considerable potencial de este grupo microbiano tanto en la promoción del crecimiento vegetal como en su relativa facilidad para la manipulación genética (Moreno-Velandia et al., 2023).

Las especies de *Pseudomonas* con actividad biocontroladora utilizan una diversidad de mecanismos que impactan directamente a los fitopatógenos. Simultáneamente, estas bacterias son capaces de inducir resistencia sistémica en la planta hospedera y estimular su crecimiento vegetal. Además de estas propiedades clave, otras características que consolidan a *Pseudomonas* como un agente de control biológico idóneo incluyen su notable habilidad para utilizar rápidamente los exudados de las semillas y de las raíces, lo que les confiere una ventaja significativa para establecerse velozmente en la rizosfera (Moreno-Velandia et al., 2023).

Las especies de *Pseudomonas* demuestran un conjunto de características adicionales que las establecen como biocontroladores altamente efectivos. Estas incluyen su notable capacidad para adherirse a las partículas del suelo y proliferar en la rizosfera, así como la eficiente utilización de los exudados liberados por las raíces y las semillas. Su prototrofia, o capacidad para sintetizar sus propios compuestos orgánicos a partir de precursores simples, también contribuye a su robustez. Además, *Pseudomonas* se caracterizan por una rápida colonización de la

rizosfera, una elevada tasa de crecimiento y multiplicación, y una sensibilidad a la respuesta quimiotáctica a través de la motilidad, lo que les permite dirigirse activamente hacia las raíces. Estas bacterias compiten eficazmente por los recursos esenciales para sobrevivir en el ambiente, se adaptan a una amplia gama de condiciones ambientales, presentan un corto tiempo de regeneración, son relativamente fáciles de multiplicar y producir en masa, y sintetizan una gran cantidad de metabolitos bioactivos que contribuyen a sus propiedades antagonistas. Según Motta et al. (2022), *Pseudomonas* utiliza dos mecanismos principales para estimular el crecimiento de las plantas: los directos, que se refieren a la promoción directa sobre el desarrollo de las plantas, y los indirectos, que consisten en la inhibición del funcionamiento de los fitopatógenos.

5.2 *Trichoderma* spp.: Taxonomía y Ecología

5.2.1 Clasificación y diversidad de *Trichoderma*

Las especies del género *Trichoderma* se distinguen por ser hongos saprófitos, lo que significa que obtienen sus nutrientes de materia orgánica en descomposición. Su capacidad para sobrevivir y prosperar en suelos con diversas cantidades de materia orgánica es notable, y en condiciones específicas, pueden operar como anaerobios facultativos. Esta versatilidad metabólica les confiere una mayor plasticidad ecológica, permitiéndoles adaptarse a una amplia gama de entornos. La presencia de especies de *Trichoderma* es cosmopolita, extendiéndose por todas las latitudes, desde las regiones polares hasta las ecuatoriales. Esta distribución tan vasta y su inherente plasticidad ecológica están directamente vinculadas a varias características clave: poseen una alta capacidad enzimática para degradar una variedad de sustratos, demuestran un metabolismo versátil que les permite utilizar diferentes fuentes de carbono y energía, y exhiben una resistencia significativa a inhibidores microbianos presentes en el suelo. Debido a estas cualidades, el género *Trichoderma* se ha convertido en un excelente modelo de estudio en

microbiología y biotecnología. Su fácil aislamiento y cultivo, junto con su rápido desarrollo en diversos sustratos, facilitan su investigación. Pero, quizás lo más relevante, es su reconocida condición como controlador biológico eficaz contra una amplia gama de fitopatógenos, lo que lo convierte en un organismo de gran interés para aplicaciones agrícolas sostenibles (Infante et al., 2009).

Desde una perspectiva taxonómica, el género *Trichoderma* se clasifica dentro del reino Fungi, división Mycota, subdivisión Eumycota, clase Hyphomycetes, orden Moniliales, familia Moniliaceae. Este grupo comprende especies que son consideradas derivados clonales del género *Hypocrea*, habiendo perdido la capacidad de completar un ciclo sexual (Benedicto, 2015). Entre las especies de *Trichoderma* de mayor relevancia como agentes de biocontrol de fitopatógenos, se destacan *T. reesei*, *T. koningii*, *T. asperellum*, *T. viride*, *T. harzianum* y *T. aureoviride*, entre otras.

La identificación y clasificación precisa de las especies de *Trichoderma* ha evolucionado significativamente. En la actualidad, la taxonomía basada exclusivamente en caracteres morfológicos resulta insuficiente para una identificación adecuada de las especies dentro del género. Por ello, la introducción de técnicas moleculares ha adquirido una función decisiva, permitiendo una clasificación más precisa y confiable de las diversas especies de *Trichoderma* (Benedicto, 2015).

Las especies de *Trichoderma* exhiben una amplia plasticidad ecológica, lo que implica una variabilidad genética importante dentro del género. Esta diversidad genética es un recurso valioso que debe ser explorado, caracterizado y, finalmente, explotado para identificar y seleccionar las cepas más prometedoras para aplicaciones de biocontrol. Para optimizar el uso de *Trichoderma* como agente de control biológico, es fundamental comprender cómo los factores bioecológicos influyen en la fisiología de los aislados de este género. Asimismo, es crucial analizar su comportamiento en relación con los diversos mecanismos de acción que presenta frente a los

diferentes organismos diana que puede controlar, y cómo esta variabilidad genética impacta su eficacia (Benedicto, 2015).

5.2.2 Interacciones ecológicas de *Trichoderma*

Hasta la fecha, se han identificado al menos 254 especies de *Trichoderma*. La clasificación molecular de estas especies ha permitido distinguirlas como *Hypocrea* cuando presentan una etapa sexual (teleomórfica), o como *Trichoderma* cuando exhiben una etapa asexual (anamórfica o mitospórica). El éxito y la prevalencia de las diversas especies de *Trichoderma* radican en su notable adaptabilidad y eficiente capacidad reproductiva. Estos hongos son capaces de sobrevivir en condiciones de crecimiento desfavorables y demuestran una rápida utilización de los nutrientes disponibles en el suelo. Sin duda, estas características están influenciadas en distintos grados por sus complejas interacciones con otros organismos en múltiples niveles tróficos (Macías-Rodríguez et al., 2020).

En los ecosistemas terrestres, *Trichoderma* generalmente aprovecha el carbono derivado de la descomposición de materiales orgánicos y de los componentes liberados por las raíces de las plantas. Las interacciones entre este hongo y las plantas se consideran predominantemente mutualistas, ya que *Trichoderma* confiere beneficios significativos a sus plantas hospedantes. Estos beneficios incluyen, en particular, un aumento en la disponibilidad de nutrientes y una mejora en la tolerancia de las plantas tanto al estrés biótico (causado por patógenos) como al estrés abiótico (como sequía o salinidad). Además, investigaciones recientes han revelado que algunas especies de *Trichoderma* también pueden asociarse con organismos no vegetales aislados de ecosistemas salinos y acuáticos, lo que amplía aún más el espectro de sus hábitats conocidos (Macías-Rodríguez et al., 2020).

*5.2.2.1 Interacción de *Trichoderma* con otros microorganismos*

Las especies de *Trichoderma* se distinguen por su notable habilidad para proliferar en el suelo y competir eficazmente por espacio y nutrientes con otros microorganismos, una

característica fundamental que subraya su potencial como agentes de biocontrol. La actividad antagónica de *Trichoderma* spp. está intrínsecamente ligada a la producción de diversos tipos de metabolitos con propiedades antimicrobianas.

Uno de los modos de biocontrol más reconocidos y estudiados asociado con *Trichoderma* spp. es el micoparasitismo. La adhesión de las hifas de *Trichoderma* a la pared celular del hongo patógeno es un paso crítico, modulado por el reconocimiento de lectinas presentes en la pared celular del hongo antagonista. Estas lectinas se unen a azúcares compatibles en la pared celular del hongo objetivo. Una vez establecida esta unión, *Trichoderma* procede a la secreción de enzimas específicas que degradan la pared celular del hongo patógeno, comprometiendo su integridad y viabilidad (Macías-Rodríguez et al., 2020).

5.2.2.2 Interacción de *Trichoderma* con plantas

La colonización de las raíces de las plantas por cepas de *Trichoderma* es un aspecto inherente a las intrincadas interacciones entre hongos y plantas. En el entorno del suelo, las especies de *Trichoderma* establecen interacciones moleculares complejas con las plantas al producir metabolitos que se difunden hacia la rizosfera. Las plantas, a su vez, responden liberando moléculas señalizadoras que estimulan el crecimiento del hongo hacia ellas. El contacto físico directo entre *Trichoderma* y las raíces también modula las enzimas fúngicas, influyendo en la producción de metabolitos secundarios que son cruciales para la supervivencia, el crecimiento y la colonización del hongo.

La interacción entre *Trichoderma* y las plantas ha sido un foco de numerosos estudios. Los principales objetivos de estas investigaciones han sido desentrañar cómo se perciben mutuamente estos organismos interactuantes y los mecanismos moleculares a través de los cuales el hongo beneficia la salud y la productividad de las plantas. Estos beneficios se manifiestan principalmente en la nutrición, la promoción del crecimiento, el aumento de la

resistencia al estrés abiótico y la inducción de resistencia sistémica (RIS) contra patógenos (Macías-Rodríguez et al., 2020).

5.2.2.2.1 Efectos de Trichoderma en la Nutrición y Crecimiento Vegetal

Las asociaciones entre *Trichoderma* y las raíces se caracterizan por una absorción eficiente de nutrientes minerales. Esto incluye elementos como MnO_2 , Zn metálico y fosfato de roca, específicamente $Ca_3(PO_4)_2$, tras su solubilización inicial por parte del hongo. Es crucial resaltar que los diversos metabolitos producidos por *Trichoderma* facilitan la asimilación de nutrientes del suelo que, en su estado original, no suelen estar disponibles para las plantas (Macías-Rodríguez et al., 2020).

Además de optimizar la absorción de nutrientes, *Trichoderma* estimula significativamente el crecimiento vegetal. De hecho, en ciertos cultivos se han documentado incrementos de hasta el 95 % en el área radicular y del 75 % en la longitud radicular acumulada. Este efecto promotor del crecimiento se logra mediante la producción de compuestos que influyen directamente en diferentes vías de señalización moduladas por fitohormonas.

5.2.2.2.2 Resistencia al estrés y biorremediación

Otros beneficios reportados en plantas inoculadas con *Trichoderma* incluyen la inducción de resistencia al estrés abiótico causado por factores como la sequía, la salinidad o niveles tóxicos de elementos. Algunas cepas de *Trichoderma* han sido aisladas de ecosistemas acuáticos o terrestres donde las concentraciones de ciertos elementos químicos son perjudiciales para las plantas. Dado que estas cepas demuestran tolerancia a tales condiciones, la bioinoculación con *Trichoderma* representa un enfoque potencialmente sostenible para la biorremediación de suelos contaminados, ofreciendo una alternativa al uso excesivo de agroquímicos (Macías-Rodríguez et al., 2020).

5.2.2.2.3 Inducción de Resistencia Sistémica (RIS)

La Inducción de Resistencia Sistémica (RIS) es un mecanismo fundamental por el cual los hongos *Trichoderma* rizosféricos preparan a las plantas, aumentando sus defensas contra patógenos e insectos herbívoros. Diversos estudios han demostrado que *Trichoderma* promueve la producción de hormonas vegetales clave como el ácido jasmónico (JA), el ácido salicílico (SA) y el etileno (ET), las cuales están directamente implicadas en la activación de las respuestas defensivas de las plantas. Otra faceta importante de la defensa vegetal inducida por *Trichoderma* contra los fitopatógenos es la acumulación de fitoalexinas, compuestos antimicrobianos producidos por la planta en respuesta a la infección (Macías-Rodríguez et al., 2020).

5.3 Mecanismos de acción antagónica de *Trichoderma* spp. contra fitopatógenos

5.3.1 Micoparasitismo

Se define como una interacción simbiótica de naturaleza antagónica, donde un hongo ataca y se nutre de otro. En este proceso, las enzimas extracelulares juegan un papel crucial, destacando las quitinasas y celulasas, cuya actividad enzimática se alinea con la composición y estructura de las paredes celulares de los hongos parasitados. Durante el micoparasitismo, las especies de *Trichoderma* demuestran un crecimiento quimiotrópico hacia su hospedante, lo que implica una atracción direccional hacia las señales químicas del patógeno. Una vez que establecen contacto, se adhieren a las hifas del hongo objetivo, frecuentemente se enrollan alrededor de ellas y, en ciertos casos, logran penetrar sus estructuras celulares (Infante et al., 2009).

La degradación de las paredes celulares del hospedante es una fase tardía en este proceso parasítico, culminando en un debilitamiento casi total del fitopatógeno. Este fenómeno complejo se ha desglosado para su estudio en cuatro etapas distintivas. El desarrollo y la intensidad de cada etapa están influenciados por diversos factores, como las especies de hongos implicadas, la

naturaleza biotrófica o necrotrófica del hongo antagonista, y las condiciones ambientales prevalentes (Infante et al., 2009).

El micoparasitismo ejecutado por agentes de control biológico como *Trichoderma* spp. sobre los microorganismos del suelo, y su interacción subsiguiente con la planta hospedera, constituye un proceso altamente dirigido y secuencial. Moreno-Velandia et al. (2023) delinear este fenómeno en etapas clave: inicialmente, la identificación del fitopatógeno; seguido por el reconocimiento de su presencia (detección); posteriormente, la inducción de las moléculas necesarias para cercar o rodear a la presa; y culminando con el ataque directo y la eventual supresión del fitopatógeno, o una significativa reducción de la enfermedad en la planta. (Figura 1)

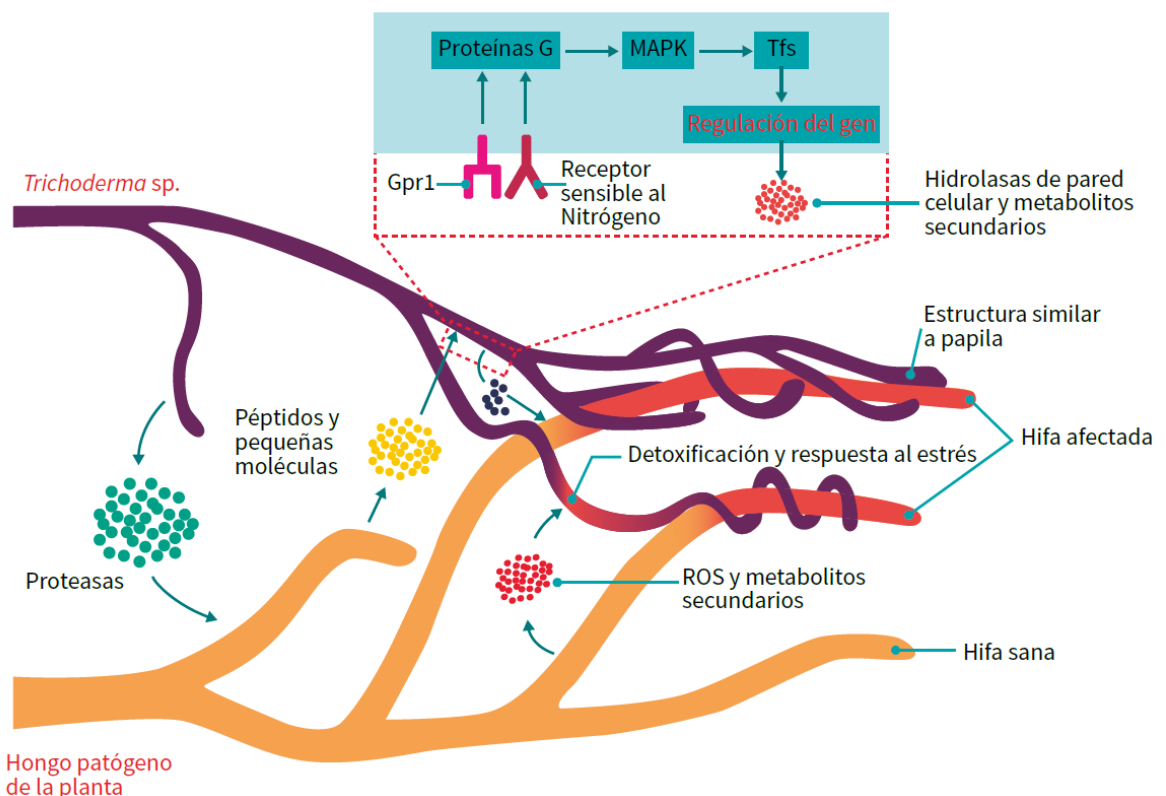


Figura 1. Micoparasitismo de *Trichoderma* spp. en la comunidad del suelo. El hongo *Trichoderma* reconoce a su hospedero mediante receptores sensibles al nitrógeno, activando rutas de señalización que inducen la producción de enzimas hidrolíticas y metabolitos secundarios. Estos compuestos degradan la pared celular del hongo patógeno y neutralizan su respuesta de defensa, permitiendo la colonización y control biológico del mismo.

5.3.1.1 Identificación del fitopatógeno

El quimiotropismo positivo es un fenómeno crucial en la interacción entre *Trichoderma* y sus hongos hospedantes, definido como el crecimiento direccional de las hifas hacia un estímulo químico específico. Durante la fase de localización del hospedante, se ha demostrado que *Trichoderma* posee la capacidad de detectar al patógeno a distancia, respondiendo a la presencia de un estímulo químico con un crecimiento hifal orientado directamente hacia él (Infante et al., 2009).

Un mecanismo inicial de esta interacción implica que una o varias cepas de *Trichoderma* spp., que son altamente competitivas en la rizosfera, reconocen moléculas de bajo peso molecular liberadas por el hongo fitopatógeno. Estas moléculas señalizadoras, que pueden incluir péptidos, desencadenan una respuesta específica en *Trichoderma* (Moreno-Velandia et al., 2023).

Los fitopatógenos liberan péptidos y otras moléculas que pueden unirse a receptores acoplados a proteínas G (GPCRs) en las especies de *Trichoderma*, como Gpr1 o PTH11-G. Estos receptores juegan un papel crucial en la regulación de procesos celulares fúngicos, incluyendo la morfogénesis, el apareamiento, la división celular, la quimiotaxis, el metabolismo secundario y la virulencia. Otra vía de interacción posible es a través de receptores sensibles al nitrógeno que se encuentran en la superficie de las hifas de *Trichoderma* spp (Moreno-Velandia et al., 2023).

Esta interacción molecular desencadena una compleja cascada de señalización intracelular que involucra a proteínas G y a proteínas quinasas, notablemente las MAPK (quinasas activadas por mitógenos). Las MAPK son esenciales en las respuestas fúngicas cruciales, como la reacción a la luz, la gestión del estrés oxidativo fotoinducido y la regulación del ritmo circadiano (Moreno-Velandia et al., 2023).

Dicha interacción con los fitopatógenos también estimula en *Trichoderma* spp. la expresión de diversos genes relacionados con la biosíntesis de compuestos esenciales para su capacidad micoparasítica. Esto incluye la producción de gliotoxinas y sus precursores metabólicos, lectinas, β -glucanasas, pequeñas proteínas secretadas como cisteínas y sintasas, así como enzimas proteolíticas y transportadoras de oligopéptidos. La síntesis de todos estos metabolitos mejora directamente la capacidad micoparasítica de *Trichoderma* spp., permitiéndole atacar y degradar eficazmente a sus hospedantes fitopatógenos (Moreno-Velandia et al., 2023).

5.3.1.2 Reconocimiento

La interacción entre un agente antagonista y su sustrato a menudo exhibe una alta especificidad, según lo señalado por Martínez et al. (2013). En el caso de las investigaciones sobre *Trichoderma* y diversas especies de hongos fitopatógenos, se ha corroborado que la efectividad de estas interacciones se restringe a patógenos específicos. Esta observación de especificidad ha impulsado la concepción de que el reconocimiento molecular entre *Trichoderma* y su hospedante constituye el evento primordial que precede al proceso antagonista (Infante et al., 2009).

En este complicado proceso de reconocimiento, intervienen diversos receptores, como el PTH11, los cuales están implicados directamente en la formación de estructuras especializadas, tales como el apresorio y la papila, así como en la capacidad parasítica general del hongo. Además, participan proteínas similares al receptor de cAMP, que son cruciales en el proceso de enrollamiento de las hifas de *Trichoderma* alrededor del patógeno. Estas proteínas también están vinculadas a la expresión de enzimas clave, como las quitinasas, las cuales catalizan la liberación de fragmentos de la pared celular de las hifas del patógeno, debilitándolo significativamente (Moreno-Velandia et al., 2023).

5.3.1.3 Adhesión

Cuando la interacción de reconocimiento entre *Trichoderma* y un hongo fitopatógeno resulta positiva, las hifas del primero inician un proceso de adhesión a las del hospedante. Esto se logra mediante la formación de estructuras especializadas, como ganchos y apresorios, que permiten el anclaje. Posteriormente, las hifas de *Trichoderma* se enrollan alrededor de las del patógeno, un proceso que está intrínsecamente mediado por reacciones enzimáticas (Infante et al., 2009). Esta adhesión inicial es facilitada por la asociación entre un azúcar presente en la pared celular del hongo antagonista y una lectina ubicada en la pared del patógeno (Martínez et al., 2013).

Cuando un agente de control biológico, como *Trichoderma*, ataca a un fitopatógeno, sus hifas a menudo adoptan una morfología helicoidal y se enrollan alrededor de las hifas del patógeno. Esta respuesta morfológica es una señal distintiva del parasitismo. Este proceso se ha vinculado a la activación de genes que producen proteínas tipo lectina, lo que a su vez incrementa la liberación de enzimas y proteínas con afinidad por carbohidratos, y potencia la producción de antibióticos. En conjunto, estos factores refuerzan la capacidad de *Trichoderma* para parasitar y suprimir al patógeno (Moreno-Velandia et al., 2023).

5.3.1.4 Muerte

Una característica central del micoparasitismo en *Trichoderma* es la producción de enzimas líticas extracelulares, principalmente quitinasas, glucanasas y proteasas. Estas enzimas son cruciales porque degradan las paredes celulares del patógeno, lo que permite la penetración de las hifas de *Trichoderma*. La maquinaria enzimática del hongo antagonista rige la penetración en su hospedante, y su eficacia depende más de la cepa específica de *Trichoderma* y del hongo hospedante, que de la especie del biorregulador en sí (Infante et al., 2009; Martínez et al., 2013). La hifa del micoparásito ingresa a las hifas

del hongo hospedante por medio de puntos de contacto donde ocurre lisis, formando orificios. La actividad enzimática de *Trichoderma* y sus funciones específicas en el micoparasitismo han sido ampliamente investigadas (Infante et al., 2009; Martínez et al., 2013).

Trichoderma excreta una variedad de metabolitos, entre los que se incluyen enzimas como celulasas, glucanasas, lipasas, proteasas y quitinasas. Todas ellas contribuyen a la lisis de la pared celular de las hifas del hospedante, facilitando la inserción de estructuras especializadas y de las propias hifas de *Trichoderma*, las cuales entonces absorben nutrientes del interior del hongo fitopatógeno. Dentro de este conjunto enzimático, la β -1,3-glucanasa es considerada fundamental debido a su estrecha relación con la degradación de la pared celular de los patógenos. De hecho, se ha evidenciado una correlación positiva entre la secreción de β -1,3-glucanasa y N-acetilhexosaminidasa con la capacidad de control de aislamientos específicos de *Trichoderma*. Los resultados obtenidos hasta el momento sugieren que la producción de este factor inhibidor en *Trichoderma* está más influenciada por las características particulares del aislamiento o cepa que por la especie a la que pertenece (Martínez et al., 2013; Infante et al., 2009).

5.3.2 Competencia

La competencia es un mecanismo de antagonismo fundamental en las interacciones microbianas. Se define como la interacción donde dos o más organismos buscan un mismo recurso limitado, como un sustrato o nutrientes; la utilización de este recurso por un organismo reduce la cantidad o el espacio disponible para los demás (Infante et al., 2009; Martínez et al., 2013). Para que la competencia ocurra, es esencial que exista una escasez o limitación de los recursos.

Este tipo de antagonismo se ve favorecido tanto por las características del agente de control biológico, como su plasticidad ecológica, su velocidad de crecimiento y desarrollo.

Asimismo, influyen factores externos como el tipo de suelo, el pH y la temperatura y humedad del ambiente, que pueden potenciar la ventaja competitiva de un organismo sobre otro (Infante et al., 2009).

Las especies de *Trichoderma* están biológicamente preparadas para colonizar sustratos de forma agresiva y tienen una gran capacidad para sobrevivir en entornos hostiles, principalmente formando clamidosporas. Su rápido crecimiento, la abundante producción de esporas y la variedad de sustratos en los que pueden desarrollarse, gracias a su rica dotación enzimática, las convierten en saprófitos extremadamente eficientes. Todas estas características juntas incrementan aún más su potencial como agentes de control biológico (Infante et al., 2009).

5.3.2.1 Por nutrientes

La competencia por nutrientes es un mecanismo de antagonismo microbiano que ocurre cuando los microorganismos disputan elementos vitales. Esto incluye el nitrógeno, carbohidratos no estructurales (como azúcares, almidón, celulosa, quitina, laminarina y pectinas), y microelementos. Sin embargo, este tipo de competencia tiene poca importancia práctica en suelos o sustratos que ya son naturalmente ricos en nutrientes. (Infante et al., 2009).

En consecuencia, cuando se aplican estrategias como la fertilización completa, o cuando existe un exceso de ciertos componentes de los fertilizantes, e incluso en suelos que poseen un alto contenido de materia orgánica, este tipo de antagonismo tiende a ser poco eficaz. Esto se debe a que la abundancia de recursos elimina la principal condición que impulsa la competencia: la escasez de estos, reduciendo la ventaja competitiva de los agentes de biocontrol en estas circunstancias (Infante et al., 2009).

5.3.2.2 Por espacio

La competencia por sustrato o espacio en el ámbito del biocontrol microbiano está fuertemente condicionada por la composición microbiana del medio. Específicamente, su

dinámica difiere si el sustrato es estéril y libre de patógenos o si, por el contrario, alberga una microbiota natural ya establecida.

En el escenario de un sustrato estéril, la velocidad de crecimiento del agente antagonista no es el factor principal que determina una colonización efectiva de los nichos disponibles. En este caso, lo crucial es la aplicación uniforme del biocontrolador en todo el sustrato, asegurando que cubra el espacio antes de la posible llegada de patógenos.

Sin embargo, cuando el sustrato ya contiene una microbiota natural, la situación cambia drásticamente. Aquí, la velocidad de crecimiento del antagonista se vuelve un factor determinante en su capacidad para lograr el biocontrol del patógeno y una colonización exitosa del sustrato. En este contexto, la rapidez con la que el agente benéfico puede establecerse y proliferar, en conjunto con sus otros mecanismos de acción antagónica (como el micoparasitismo o la antibiosis), es esencial para superar a los patógenos y a la microbiota residente (Infante et al., 2009).

5.3.3 Antibiosis

La antibiosis se define como la acción directa de metabolitos tóxicos generados por un microorganismo sobre otro que sea sensible a ellos. Este mecanismo es crucial en el antagonismo microbiano y se manifiesta cuando no existe contacto físico directo entre los organismos. En el género *Trichoderma*, numerosas cepas son reconocidas por su capacidad de producir una amplia gama de metabolitos (moléculas orgánicas e inorgánicas derivadas del metabolismo celular) (Osorio-Hernández, 2017).

Dentro de *Trichoderma*, se han documentado metabolitos secundarios tanto volátiles como no volátiles, muchos de los cuales demuestran la habilidad de inhibir el desarrollo de otros microorganismos a distancia, es decir, sin la necesidad de contacto físico (Osorio-Hernández, 2017; Infante et al., 2009; Martínez et al., 2013). Estas sustancias inhibitorias son comúnmente denominadas "antibióticos" (Infante et al., 2009; Martínez et al., 2013). Los metabolitos con

actividad antifúngica secretados por *Trichoderma* son un grupo sumamente diverso en su estructura y función, incluyendo tanto compuestos volátiles como no volátiles (Martínez et al., 2013).

A pesar de la eficacia de la antibiosis, algunos autores sugieren que este no debería ser el mecanismo principal de acción de un antagonista. Esta precaución se basa en el riesgo potencial de que los patógenos desarrollen resistencia a los antibióticos producidos, lo que podría reducir la eficacia del biocontrolador a largo plazo (Infante et al., 2009). No obstante, la producción de estos metabolitos sigue siendo una característica fundamental que contribuye al amplio espectro de acción antagónica de *Trichoderma* frente a diversos fitopatógenos.

5.3.3.1 Producción de metabolitos secundarios

Los metabolitos secundarios son compuestos orgánicos complejos clasificados en grupos como policétidos, terpenos, terpenoides, pirógenos, fenoles y alcaloides derivados de indoles y péptidos no ribosómicos. Estas categorías suelen reflejar su origen y estructura biosintética. Es crucial señalar que incluso dentro de la misma familia o especie, distintos aislamientos pueden producir metabolitos secundarios muy diversos, otorgando a cada cepa una identidad bioquímica única. Dado que los hongos, incluyendo a *Trichoderma*, son comunes en el suelo y la rizósfera de las plantas, muchos de sus metabolitos secundarios han sido aislados, caracterizados e investigados a fondo por su actividad antimicrobiana (Mesa-Vanegas et al., 2019). La comprensión de la activación de cada uno de los mecanismos bioquímicos implicados en la producción y diversidad de estos metabolitos secundarios constituye una base fundamental para el estudio de la variabilidad de especies dentro del género *Trichoderma* (Khan et al., 2020).

Entre la vasta diversidad de microorganismos, las especies del género *Trichoderma* se destacan como los agentes de biocontrol más potentes en uso actualmente, en gran parte debido a su capacidad para producir una amplia y diversa gama de metabolitos secundarios

antimicrobianos. Estas especies secretan abundantes metabolitos en su entorno inmediato, a pesar de tener necesidades nutricionales mínimas. Estos metabolitos no solo tienen relevancia en la agricultura, sino que también poseen potencial en aplicaciones industriales y médicas, lo que los hace de gran importancia para los seres humanos (Khan et al., 2020).

Varias especies de *Trichoderma* exhiben actividades antifúngicas robustas contra hongos fitopatógenos, en las cuales pueden estar involucrados diferentes grupos de metabolitos secundarios, como terpenos, pironas, gliotoxina, gliovirina y peptaiboles. Una comprensión más profunda de estos metabolitos secundarios, al agruparlos y analizar su papel antifúngico colectivo contra los hongos fitopatógenos, mejorará significativamente la utilización eficiente de *Trichoderma* y fomentará una mayor exploración para el descubrimiento de nuevos metabolitos bioactivos con propiedades antifúngicas para el manejo de estos patógenos (Khan et al., 2020).

Se ha reportado que varios metabolitos secundarios producidos por *Trichoderma* spp., como las harzianolidas, los peptaiboles y ciertos compuestos volátiles, no solo poseen un potencial antifúngico directo, sino que también actúan como promotores del crecimiento vegetal. Esta dualidad de acción resulta en una mayor resistencia de las plantas al ataque de patógenos. El éxito de *Trichoderma* spp. en sus actividades antifúngicas contra hongos fitopatógenos podría atribuirse a la acción combinada de sus metabolitos secundarios y sus enzimas hidrolíticas.

Otro mecanismo crucial en el que los metabolitos secundarios desempeñan un rol es la competencia por nutrientes. La rápida capacidad de crecimiento de *Trichoderma* spp. los convierte en competidores formidables por los nutrientes y el espacio disponibles. En este sentido, *Trichoderma* spp. utiliza una estrategia efectiva para hacer que el hierro sea inaccesible para los microorganismos competidores: liberan sideróforos, que son

compuestos que quelan y extraen el hierro del entorno, limitando así su disponibilidad para los patógenos y otros competidores (Khan et al., 2020).

5.3.3.2 Modo de acción de los metabolitos

La eficacia de *Trichoderma* como agente de biocontrol se confirmó a través de numerosas investigaciones que detallan la actividad de cepas específicas y sus metabolitos secundarios. Por ejemplo, la cepa *T. atroviride* S361 ha demostrado un notable efecto antifúngico en cultivos sólidos de arroz, lo que ha llevado al aislamiento y caracterización de nuevos compuestos denominados tricodermonas A-C. De esta misma cepa, también se han obtenido (-)tricodermadiona A, (+)tricodermadiona A, y un novedoso sesquiterpenoide ciclohexenona, la tricodermadiona B. La actividad promisoriosa de estas cepas y sus metabolitos secundarios ha sido evaluada frente a diversos hongos fitopatógenos. Adicionalmente, el uso de dos cepas de *Trichoderma* en cultivos de *Vitis vinifera* (vid) ha revelado efectos beneficiosos, incluyendo la inducción de resistencia a enfermedades, la promoción del crecimiento de las plantas y un aumento en los niveles de polifenoles o la actividad antioxidante en las uvas (Mesa-Vanegas et al., 2019).

Las cepas *T. harzianum* M10 y *T. atroviride* P1, junto con metabolitos secundarios importantes como el ácido harziánico (HA) y la 6-pentil- α -pirona (6PP), fueron probadas en invernadero con aplicaciones foliares. A partir de estos hallazgos, se creó un fungicida biológico usando la cepa *T. harzianum* (T12), aislada de un suelo de cultivo de ajo en Mérida, Venezuela. Esta formulación mostró una alta capacidad antagonista en estudios de laboratorio y campo contra hongos patógenos del suelo. Estos patógenos incluyen *Rhizoctonia solani*, *Sclerotium cepivorum*, *Sclerotium rolfsii*, *Fusarium* sp., *Plasmodiophora brassicae* y *Phytophthora* sp. Se lograron reducciones en la incidencia de estas enfermedades de más del 25%, variando según el tipo de patógeno y las condiciones ambientales (Mesa-Vanegas et al., 2019).

Además de las aplicaciones mencionadas, se investigó la actividad de metabolitos secundarios de 128 aislados de *Trichoderma* en cultivos líquidos frente a siete aislados de *Phytophthora*. Un análisis inicial permitió seleccionar ocho aislados de *Trichoderma* para pruebas adicionales. De estos, los metabolitos de *T. atroviride* / *petersenii* (KACC 40557) y *T. virens* (KACC 40929) mostraron la mayor capacidad inhibitoria contra las cepas de *Phytophthora*. El tratamiento con KACC 40557 no solo frenó el crecimiento de *Phytophthora*, sino que también activó genes de defensa y generó alteraciones hormonales en las plantas (pimiento y hojas de tomate) durante la infección, resaltando el potencial de los metabolitos de *Trichoderma* como agentes de biocontrol contra este patógeno (Mesa-Vanegas et al., 2019).

5.3.3.2 Metabolitos secundarios específicos y su función antifúngica

Dentro de la diversa gama de metabolitos secundarios de *Trichoderma*, los peptaiboles son péptidos lineales distintivos, compuestos por aminoácidos α,α -dialquilados (como la isovalina y el ácido α -aminoisobutírico, Aib), con un extremo N-acetilado y un aminoalcohol C-terminal. Estos compuestos son de gran importancia ecológica y comercial debido a sus propiedades antimicrobianas y anticancerígenas, así como por su capacidad para inducir resistencia sistémica en plantas frente a la invasión microbiana. Los peptaiboles son anfipáticos por naturaleza, lo que les permite autoensamblarse y formar canales iónicos dependientes del voltaje en las membranas, una capacidad que es en gran medida responsable de sus propiedades antibióticas. Son producidos predominantemente por miembros del género *Trichoderma viride* (Khan et al., 2020).

La pirona 6-pentil-2H-piran-2-ona (6-PP) es otro metabolito relevante, conocido por su aroma a coco y por sus actividades antifúngicas y promotoras del crecimiento vegetal. Clasificado como un compuesto orgánico volátil (VOC) debido a su baja solubilidad en agua

y alta presión de vapor a temperatura ambiente, el 6-PP fue inicialmente descubierto en caldos de cultivo de *T. viride*, y posteriormente se reportó su producción por *T. koningii* y *T. harzianum*. Este compuesto ha demostrado una reducción significativa del crecimiento de *F. oxysporum* (31.7%) y *R. solani* (69.6%) a una concentración de 0.3 mg/ml (Khan et al., 2020).

Finalmente, la harzianopiridona antifúngica, aislada por primera vez de *T. harzianum* en 1989, contiene un sistema de anillo de piridina con un patrón de 2,3-dimetoxi-4-piridinol. La forma racémica de la harzianopiridona ha mostrado una fuerte actividad antifúngica contra patógenos vegetales como *P. ultimum*, *G. graminis* var. *tritici*, *R. solani* y *B. cinerea*, consolidando el valor de estos metabolitos en el biocontrol (Khan et al., 2020).

5.3.4 Aplicaciones de *Trichoderma* spp. en el control biológico de enfermedades en cultivos clave

5.3.4.1 *Trichoderma* sp., frente a *Stemphylium lycopersici*

La enfermedad conocida como mancha gris de las hojas del tomate, causada por el hongo fitopatógeno *Stemphylium lycopersici*, representa un desafío significativo para el cultivo de tomate. El género fúngico *Trichoderma* se ha posicionado como un candidato prometedor debido a sus propiedades antagonistas contra una amplia gama de patógenos vegetales. Este estudio se centró en evaluar la efectividad antagónica *in vitro* de cepas específicas de *Trichoderma* frente a *Stemphylium lycopersici*, en lo que constituye la primera demostración de esta actividad para las cepas investigadas en la provincia de Holguín-Cuba (Pozo-Serrano et al., 2019).

Para determinar la capacidad antagónica de *Trichoderma* spp. contra *Stemphylium lycopersici*, se llevó a cabo un ensayo de confrontación *in vitro*. Las cepas de *Trichoderma* seleccionadas para este estudio fueron *Trichoderma harzianum* A-34 y A-53, y *Trichoderma viride* TS-3. El ensayo se realizó en un medio de cultivo Papa Dextrosa Agar (PDA), que

proporciona las condiciones nutricionales adecuadas para el crecimiento de ambos microorganismos. La interacción antagónica entre las cepas de *Trichoderma* y el patógeno fue cuantificada utilizando el porcentaje de inhibición micelial (IM %) como indicador principal. Este parámetro permite medir la reducción del crecimiento del micelio del patógeno en presencia del antagonista, lo que refleja directamente la efectividad del control biológico (Pozo-Serrano et al., 2019).

Los resultados obtenidos de los ensayos de confrontación *in vitro* demostraron consistentemente una alta efectividad antagónica por parte de las tres cepas de *Trichoderma* spp. utilizadas contra *Stemphylium lycopersici*. Las cepas *Trichoderma harzianum* A-34 y A-53, así como *Trichoderma viride* TS-3, lograron inhibir más del 80% del crecimiento micelial de *S. lycopersici*. Esta intensa actividad antagonista sugiere que las cepas de *Trichoderma* poseen mecanismos robustos para suprimir el desarrollo del patógeno en condiciones controladas. La actividad observada podría atribuirse a una combinación de factores inherentes a las cepas de *Trichoderma*, tales como una mayor velocidad de crecimiento, lo que les permite colonizar rápidamente el espacio y los nutrientes disponibles, superando al patógeno. Además, es probable que contribuyan otros mecanismos de acción bien conocidos en *Trichoderma*, como la competencia por espacio y nutrientes o la producción de enzimas líticas capaces de degradar las paredes celulares del hongo patógeno (Pozo-Serrano et al., 2019).

5.3.4.2 *Trichoderma* spp. sobre hongos fitopatógenos en el cultivo de maíz (*Zea mays*)

El cultivo de maíz es fundamental para la seguridad alimentaria en diversas regiones del plante, se ve constantemente afectado por una variedad de enfermedades causadas por hongos y bacterias fitopatógenas. Estas afecciones pueden resultar en pérdidas significativas de rendimiento y calidad, lo que impulsa la búsqueda de estrategias de control más sostenibles y biológicamente amigables. En este contexto, el empleo de microorganismos antagonistas, como las especies del género *Trichoderma*, emerge como una alternativa prometedora. Este estudio se

propuso evaluar la efectividad del antagonismo de *Trichoderma* spp. contra diversos agentes fitopatógenos presentes en el cultivo de maíz bajo condiciones controladas *in vitro*. (Chingaté et al., 2020)

Los resultados de las pruebas de antagonismo revelaron una capacidad antagonista significativa por parte de *Trichoderma* sp. contra los hongos fitopatógenos aislados. Se observó un mayor antagonismo específicamente contra *Verticillium* sp. y otros agentes patógenos, con una efectividad que alcanzó el 49% de inhibición. Esta actividad biocontroladora de *Trichoderma* sp. se atribuyó principalmente a la combinación de dos mecanismos fundamentales: la competencia y la antibiosis. La competencia implica la lucha por recursos limitados como el espacio y los nutrientes, donde *Trichoderma* sp., con su rápido crecimiento, puede superar a los patógenos. La antibiosis, por su parte, se refiere a la producción de metabolitos tóxicos por parte de *Trichoderma* que inhiben directamente el crecimiento o la viabilidad de los hongos patógenos. (Chingaté et al., 2020)

5.3.4.3 *Trichoderma asperellum* contra hongos patógenos de *Solanum lycopersicum* L.

El tomate (*Solanum lycopersicum* L.) es uno de los cultivos agrícolas más importantes a nivel global, pero su producción se ve constantemente amenazada por diversas enfermedades fúngicas que causan pérdidas significativas. Dentro de los agentes de biocontrol, las especies del género *Trichoderma* son reconocidas por su capacidad antagonista. La cepa *Trichoderma asperellum* Samuels, Lieckf. y Nirenberg (Ta13-17), un habitante natural del suelo destaca por sus significativas propiedades como agente de control biológico contra patógenos fúngicos. El objetivo primordial de este estudio fue establecer la capacidad de biocontrol de esta cepa nativa de *T. asperellum* (Ta13-17) frente a hongos patógenos aislados directamente de cultivos de tomate (Celis-Perera et al., 2021).

Para evaluar la efectividad antagónica de *T. asperellum* (Ta13-17), se llevaron a cabo confrontaciones *in vitro* en placas Petri con medio de cultivo Papa Dextrosa Agar (PDA) mediante

el método de cultivo dual. En este ensayo, *T. asperellum* fue enfrentado a cinco hongos fitopatógenos aislados de tomate. Los parámetros cuantificados fueron el porcentaje de inhibición del crecimiento micelial (ICM) y el grado de micoparasitismo. (Celis-Perera et al., 2021)

Los resultados de la investigación fueron concluyentes y demostraron la elevada capacidad de biocontrol de la cepa *T. asperellum* (Ta13-17). Esta cepa manifestó una actividad enzimática notable de quitinasas y glucanasas desde el tercer día después de la siembra, lo que resalta su habilidad para degradar los componentes de la pared celular de los hongos patógenos. En las pruebas de cultivo dual, *T. asperellum* logró inhibir el crecimiento de los hongos fitopatógenos en al menos un 55%. Específicamente, se logró un 100% de micoparasitismo en las cepas de *C. lunata* (ITC22) y *A. alternata* (ITC23) al undécimo día de confrontación. En el resto de los fitopatógenos evaluados, se alcanzó un impresionante 92.05% de micoparasitismo como mínimo. Las pruebas de antibiosis también arrojaron resultados sobresalientes: se obtuvo un 100% de ICM para *F. equiseti* (ITC32), lo que indica una inhibición completa del crecimiento micelial de este patógeno. Además, se observó un 100% de inhibición tanto de la esporulación como de la germinación de conidios en *C. cassicola* (ITC22), *A. alternata* (ITC23) y *F. equiseti* (ITC32), lo que demuestra la potente acción de los metabolitos secundarios de *T. asperellum* en la supresión de la reproducción y diseminación de estos patógenos (Celis-Perera et al., 2021).

5.3.4.4 *Trichoderma harzianum* Rifaii para el control biológico de *Sclerotium rolfsii* Sacc.

El cultivo de *Aloe Vera*, una planta con vastas aplicaciones en las industrias farmacéutica, cosmética y alimentaria, *Sclerotium rolfsii* Sacc. representa una amenaza considerable. Este patógeno de suelo es conocido por su capacidad de causar marchitez y podredumbre de la base del tallo, afectando severamente la viabilidad de las plantas. Dentro de los agentes de biocontrol, las especies de *Trichoderma* han demostrado un notable potencial debido a sus diversos mecanismos antagónicos. La presente investigación se enfocó en evaluar la capacidad inhibidora de aislados nativos de *Trichoderma harzianum* Rifaii contra *S. rolfsii* en condiciones *in vitro*, con

el fin de explorar su potencial para el manejo biológico de esta enfermedad en el cultivo de *Aloe Vera*. (González Canelo et al., 2017)

El estudio se llevó a cabo para investigar la capacidad de *Trichoderma harzianum* variedad *Rifaii* para inhibir el crecimiento de *S. rolfsii*. La metodología empleada para evaluar la capacidad antagonista de los aislados nativos de *Trichoderma harzianum* (denominados Th4, Th57 y Th59) sobre *S. rolfsii* se basó en la técnica de confrontación dual en placas Petri. Este método permite observar directamente la interacción entre el hongo antagonista y el patógeno. (González Canelo et al., 2017)

Los resultados de las pruebas de confrontación dual fueron altamente prometedores, indicando que los tres aislados nativos de *Trichoderma harzianum* exhibieron una significativa capacidad antagonista frente a *S. rolfsii*. Se observó una inhibición del crecimiento micelial del patógeno que osciló entre el 50% y el 90%. Además del control del crecimiento vegetativo, los aislados de *Trichoderma* también demostraron una notable capacidad para inhibir la formación de esclerocios en un 86%. Estos esclerocios son las estructuras de resistencia de *S. rolfsii* que le permiten sobrevivir en condiciones adversas y reinfectar cultivos. La efectividad de estos aislados en la supresión tanto del crecimiento micelial como de la producción de esclerocios es un indicador clave de su potencial biocontrolador. Basándose en la escala de antagonismo, la capacidad de los aislados fue clasificada como "agresiva" (escala 2), lo que refuerza su idoneidad como agentes de control biológico. (González Canelo et al., 2017)

6. CONCLUSIONES

1. Las especies de *Trichoderma* presentan una amplia gama de mecanismos antagonistas fundamentales para el control de hongos fitopatógenos. El más destacado es el micoparasitismo, una interacción antagonista directa en la que *Trichoderma* ataca y disipa a otros hongos fitopatógenos. Otro mecanismo importante es la competencia, en la que las especies de *Trichoderma* compiten con los patógenos por recursos esenciales como el espacio y los nutrientes dentro de la rizosfera. Su rápido crecimiento y su eficiente utilización de los nutrientes les permiten superar a muchos fitopatógenos. *Trichoderma* también emplea la antibiosis, un mecanismo que implica la producción de una amplia gama de metabolitos secundarios que presentan propiedades antimicrobianas. Estos metabolitos, entre los que se incluyen terpenoides, pironas, gliotoxina y peptaiboles, pueden inhibir el crecimiento y el desarrollo de hongos fitopatógenos.
2. Además de estos mecanismos antagónicos directos contra patógenos, *Trichoderma* contribuye significativamente a la salud de las plantas al inducir la resistencia sistémica (RIS), al activar las defensas de las plantas a través de vías de señalización hormonal y al generar la producción de compuestos de defensa. Este enfoque multifacético hace que *Trichoderma* sea un agente de control biológico altamente adaptable y eficaz.
3. Las cepas de *Trichoderma harzianum* y *Trichoderma viride* demostraron una inhibición del crecimiento micelial superior al 80 % contra *Stemphylium lycopersici*, lo que se atribuye a la rápida colonización, la competencia por los recursos y la producción de enzimas líticas. En el maíz (*Zea mays*), *Trichoderma sp.* mostró un antagonismo significativo, especialmente contra *Verticillium sp.*, con una inhibición de hasta el 49 %, principalmente a través de la competencia y la antibiosis. *Trichoderma asperellum* demostró ser muy eficaz contra los patógenos del tomate, logrando al menos un 55 % de inhibición del crecimiento micelial y demostrando un micoparasitismo del 100 % contra *C. lunata* y *A. alternata*, junto con una inhibición completa del crecimiento micelial, la esporulación y la germinación de conidios para otros patógenos como *F. equiseti*. Las cepas de

Trichoderma harzianum Rifaii mostraron una actividad antagonista sustancial contra *Sclerotium rolfsii* en la planta de aloe vera, inhibiendo el crecimiento micelial en un 50-90 % y la formación de esclerocios en un 86 %, lo que las clasifica como agentes de control biológico agresivos.

4. Estos hallazgos colectivos subrayan la versatilidad y eficacia de *Trichoderma spp.* como potentes agentes de control biológico, capaces de suprimir una amplia gama de fitopatógenos a través de mecanismos diversos y complementarios, ofreciendo así soluciones sostenibles para la protección de los cultivos. Las especies de *Trichoderma* no son solo soluciones teóricas, sino agentes capaces de reducir significativamente la incidencia y la gravedad de las enfermedades en sistemas agrícolas clave. El estado actual de los conocimientos, tal y como se detalla en esta monografía, confirma que comprender y aprovechar estos diversos mecanismos es fundamental para desarrollar estrategias de control biológico sostenibles y eficaces para una amplia gama de enfermedades de las plantas de importancia económica, contribuyendo así a prácticas agrícolas más resilientes y respetuosas con el medio ambiente en todo el mundo.

7. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Amerio, N. S., Castrillo, M. L., Bich, G. A., Zapata, P. D., y Villalba, L. L. (2020). Trichoderma en la Argentina: Estado del arte. *Ecología austral*, 30(1), 113-124.
- Benedicto, D. (2014). Taxonomía polifásica y variabilidad en el género Trichoderma. *Protección Vegetal*, 30(Especial), 11-22. <http://scielo.sld.cu/pdf/rpv/v30s1/rpv004s15.pdf>
- BioProtection Portal. (2025, April 29). *Agentes de biocontrol: tipos y ejemplos*. <https://bioprotectionportal.com/es/resources/types-of-biocontrol-agents/>
- BioProtection Portal. (2025, February 20). *Tipos de métodos de control biológico*. <https://bioprotectionportal.com/es/resources/types-of-biological-control/>
- Carreón, L., y Fentanes, E. (2007). *Control biológico de organismos fitopatógenos: un reto multidisciplinario*. <https://www.amc.edu.mx/revistaciencia/index.php/ediciones-antteriores/36-vol-58-num-1-enero-marzo-2007/comunicaciones-libres34/81-control-biologico-de-organismos-fitopatogenos-un-reto-multidisciplinario>
- Celis-Perera, S. E., Moo-Koh, F. A., Reyes-Ramirez, A., Suárez, J. M. T., y Cristóbal-Alejo, J. (2021). Antagonismo in vitro de Trichoderma asperellum Samuels, Lieckf. & Nirenberg (Ta13-17) contra hongos patógenos de Solanum lycopersicum L. *Revista de Protección Vegetal*, 36(3).
- Cotes, A. M. (2018). *El concepto de control biológico y sus premisas fundamentales*. Recuperado de: <http://hdl.handle.net/20.500.12324/34057>.
- Cherlinka, V. (2024, agosto 12). Enfermedades de las plantas: tipos y prevención. *EOS Data Analytics*. <https://eos.com/es/blog/enfermedades-de-las-plantas/>
- Chingaté, E. J. G., Liévano, K. S., y Cubillos, D. D. (2020). Evaluación de la efectividad de antagonismo de Trichoderma sp. sobre diferentes hongos Fitopatógenos presentes en el cultivo de maíz (Zea mays). *Ciencias Agropecuarias*, 6(1), 19-34.

- Del Carmen Cortés-Hernández, F., Alvarado-Castillo, G., y Sánchez-Viveros, G. (2023). *Trichoderma spp., una alternativa para la agricultura sostenible: una revisión*.
<https://www.redalyc.org/journal/776/77677359007/html/>
- Estrada Salazar, G., y Ramírez Galeano, M. (2019). *MICOLOGÍA GENERAL* (1.ª ed.). Cárol Castaño Trujillo. https://repositorio.ucm.edu.co/bitstream/10839/2654/1/Micologia_general.pdf
- Ferrín, X. (2021, enero). *Agrobacterium tumefaciens: descubrimiento, ciclo de vida, mecanismo de acción y aplicación en el ámbito de la biotecnología*. Universidad de Coruña. Recuperado 14 de mayo de 2025, de https://ruc.udc.es/dspace/bitstream/handle/2183/29184/FerrinSuarez_Xaime_TFG_2021.pdf?sequence=2
- FRAC. (2019). *Clasificación de fungicidas y bactericidas según el modo de acción*. FUNDICIDE RESISTANCE ACTION COMMITTEE.
https://fmcagro.es/img/folleto_Clasificaci%C3%B3n%20de%20fungicidas%20y%20bactericidas%20seg%C3%BAn%20el%20modo%20de%20acci%C3%B3n.pdf
- González Canelo, M., Puertas Arias, A., Jiménez Arteaga, M. C., Danger Hechavarría, L., y López Álvarez, S. (2017). USO DE *Trichoderma harzianum* Rifaii PARA EL CONTROL BIOLÓGICO DE *Sclerotium rolfsii* Sacc. EN EL CULTIVO DE ZÁBILA (*Aloe vera* L.). *Revista Arbitrada Interdisciplinaria Koinonía*, 2(3), 213-225.
- Guédez, C., Castillo, C., Cañizales, L., y Olivar, R. (2008). Control biológico: una herramienta para el desarrollo sustentable y sostenible. *Academia*, 7(13), 50-74.
- Hernández-Melchor, Dulce Jazmín, Ferrera-Cerrato, Ronald, y Alarcón, Alejandro. (2019). *Trichoderma: IMPORTANCIA AGRÍCOLA, BIOTECNOLÓGICA, Y SISTEMAS DE FERMENTACIÓN PARA PRODUCIR BIOMASA Y ENZIMAS DE INTERÉS INDUSTRIAL*. *Chilean journal of agricultural & animal sciences*, 35(1), 98-112. <https://dx.doi.org/10.4067/S0719-38902019005000205>

- Infante, Danay, Martínez, B, González, Noyma, y Reyes, Yusimy. (2009). MECANISMOS DE ACCIÓN DE *Trichoderma* FRENTE A HONGOS FITOPATÓGENOS. *Revista de Protección Vegetal*, 24(1), 14-21. Recuperado en 01 de noviembre de 2024, de http://scielo.sld.cu/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1010-27522009000100002&lng=es&tlng=es.
- Khan, R. a. A., Najeeb, S., Hussain, S., Xie, B., y Li, Y. (2020). Bioactive Secondary Metabolites from *Trichoderma* spp. against Phytopathogenic Fungi. *Microorganisms*, 8(6), 817. <https://doi.org/10.3390/microorganisms8060817>
- Macías-Rodríguez, L., Contreras-Cornejo, H. A., Adame-Garnica, S. G., Del-Val, E., y Larsen, J. (2020). The interactions of *Trichoderma* at multiple trophic levels: inter-kingdom communication. *Microbiological Research*, 240, 126552. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2020.126552>
- Manzo-Sánchez, Gilberto, Orozco-Santos, Mario, Martínez-Bolaños, Luciano, Garrido-Ramírez, Eduardo, y Canto-Canche, Blondy. (2014). Enfermedades de importancia cuarentenaria y económica del cultivo de banano (*Musa* sp.) en México. *Revista mexicana de fitopatología*, 32(2), 89-107. Recuperado en 15 de mayo de 2025, de http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0185-33092014000200089&lng=es&tlng=es.
- Martínez, B, Infante, Danay, y Reyes, Yusimy. (2013). *Trichoderma* spp. y su función en el control de plagas en los cultivos. *Revista de Protección Vegetal*, 28(1), 1-11. Recuperado en 23 de noviembre de 2024, [http://scielo.sld.cu/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1010-27522013000100001&lng=es&tlng=.](http://scielo.sld.cu/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1010-27522013000100001&lng=es&tlng=)
- Marin-Felix Y, Groenewald JZ, Cai L, Chen Q, Marincowitz S, Barnes I, Bensch K, Braun U, Camporesi E, Damm U, de Beer ZW, Dissanayake A, Edwards J, Giraldo A, Hernández-Restrepo M, Hyde KD, Jayawardena RS, Lombard L, Luangsa-ard J, McTaggart AR, Rossman AY, Sandoval-Denis M,

Shen M, Shivas RG, Tan YP, van der Linde EJ, Wingfield MJ, Wood AR, Zhang JQ, Zhang Y, Crous PW, Genera of phytopathogenic fungi: GOPHY 1, *Studies in Mycology* (2017), doi: 10.1016/j.simyco.2017.04.002.

Mesa, V. A., Marín, P. A., Ocampo, O., Calle, J., y Monsalve, Z. (2019). Fungicidas a partir de extractos vegetales: una alternativa en el manejo integrado de hongos fitopatógenos. *RIA. Revista de Investigaciones Agropecuarias*, 45(1), 23-30. Probelte. (2019, August 29). *¿Qué impacto tiene el exceso de fertilizantes para los cultivos?* Probelte España. <https://probelte.com/es/noticias/que-impacto-tiene-el-exceso-de-fertilizantes-para-los-cultivos/>

Mesa-Vanegas, Ana María, Marin, Alexander, y Calle-Osorno, Jaime. (2019). Metabolitos secundarios en *Trichoderma* spp. y sus aplicaciones biotecnológicas agrícolas. *Actualidades Biológicas*, 41(111), 32-44. <https://doi.org/10.17533/udea.acbi.v41n111a02>

Moreno-Velandia, C. A., Cotes, A. M., Beltrán-Acosta, C., Bettiol, W., y Elad, Y. (2023). Control biológico de fitopatógenos del suelo. En *Capítulo 2. Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria (Agrosavia), Embrapa Meio Ambiente, y Plant Pathology and Weed Research, ARO, The Volcani Center.* pp. 148-204.

Motta Escobar, S., Salazar Cabezas, L. D., y Sánchez Leal, L. C. (2022). Perspectiva del uso de *Pseudomonas* spp. como biocontrol de fitopatógenos en cultivos de hortalizas en Colombia: una revisión sistemática. *Mutis*, 12(2). <https://doi.org/10.21789/22561498.1862>

Ormeño Villajos, S. (2024). *INTRODUCCIÓN A LOS HONGOS FITOPATÓGENOS* (1.^a ed.). <https://oa.upm.es/82782/1/HongosFitopatogenos.pdf>

Ormeño Villajos, S. (2023). *INTRODUCCIÓN SINTÉTICA A LAS ENFERMEDADES DE LAS PLANTAS.* <https://oa.upm.es/75936/1/EnfPlantasOrmeno.pdf>

- Osorio-Hernández, E. (2017). *CONTROL BIOLÓGICO DE FITOPATÓGENOS MEDIANTE AISLADOS DE Trichoderma spp.* <https://revista-agroproductividad.org/index.php/agroproductividad/article/view/961>
- Parra-Cota FI, Bruno I, García-Montelongo M, González-Villarreal S, Villarreal-Delgado MF, *et al.*, 2024. El género *Bacillus* como agente de control biológico de plagas y patógenos para una agricultura sostenible. *Revista Mexicana de Fitopatología* 42(4): 39. <https://doi.org/10.18781/R>.
- Pawan K. Gupta, Chapter 45 - Toxicity of Fungicides, Editor(s): Ramesh C. Gupta, *Veterinary Toxicology (Third Edition)*, Academic Press, 2018, Pages 569-580, ISBN 9780128114100, <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-811410-0.00045-3>.
- Pozo-Serrano, J., La Cruz, E. R., Teresa-Cardoso, M., Rodríguez-Pérez, A., García-Pupo, J., Pérez-Tejeda, Y., Guzman-Alberteris, L., & Lobaina-Lobaina, E. (2019). *Efectividad antagónica In Vitro de Trichoderma sp., frente a Stemphylium lycopersici.* <https://www.redalyc.org/journal/1932/193262826004/html/>
- Ramos, C. (2011). *Pseudomonas savastanoi pv. savastanoi*, patógeno modelo en el estudio de interacciones bacterianas con plantas leñosas. *PHYTOMA*, 233, 41. https://www.phytoma.com/images/pdf/233_SEF_pseudomonas.pdf
- Revisión científica del impacto del cambio climático en las plagas de las plantas. (2021). In *FAO en nombre de la Secretaría de la CIPF eBooks*. <https://doi.org/10.4060/cb4769es>
- Rúa-Giraldo, Á. L. (2023). *Taxonomía de los hongos: un rompecabezas al que le faltan muchas piezas.* <https://www.redalyc.org/journal/843/84376039026/movil/>
- Valencia, M. (2024, December 18). *Guía: Enfermedades de las Plantas*. Hydro Environment - Innovación Agrícola En Un Click. <https://hydroenv.com.mx/id394/>

Velásquez-Valle, R., Reveles-Hernández, M. y Reveles-Torres L.R. 2017. Identificación de enfermedades causadas por hongos en cultivos de Aguascalientes, Durango y Zacatecas. Folleto Técnico Núm 90. Campo Experimental Zacatecas. CIRNOC – INIFAP, 86 páginas.

Vicente, J. G., & Holub, E. B. (2012). *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* (cause of black rot of crucifers) in the genomic era is still a worldwide threat to brassica crops. *Molecular Plant Pathology*, 14(1), 2–18. <https://doi.org/10.1111/j.1364-3703.2012.00833.x>

Villarreal-Delgado, María Fernanda, Villa-Rodríguez, Eber Daniel, Cira-Chávez, Luis Alberto, Estrada-Alvarado, María Isabel, Parra-Cota, Fannie Isela, y Santos-Villalobos, Sergio de los. (2018). El género *Bacillus* como agente de control biológico y sus implicaciones en la bioseguridad agrícola. *Revista mexicana de fitopatología*, 36(1), 95-130. <https://doi.org/10.18781/r.mex.fit.1706-5>

8. FIGURAS

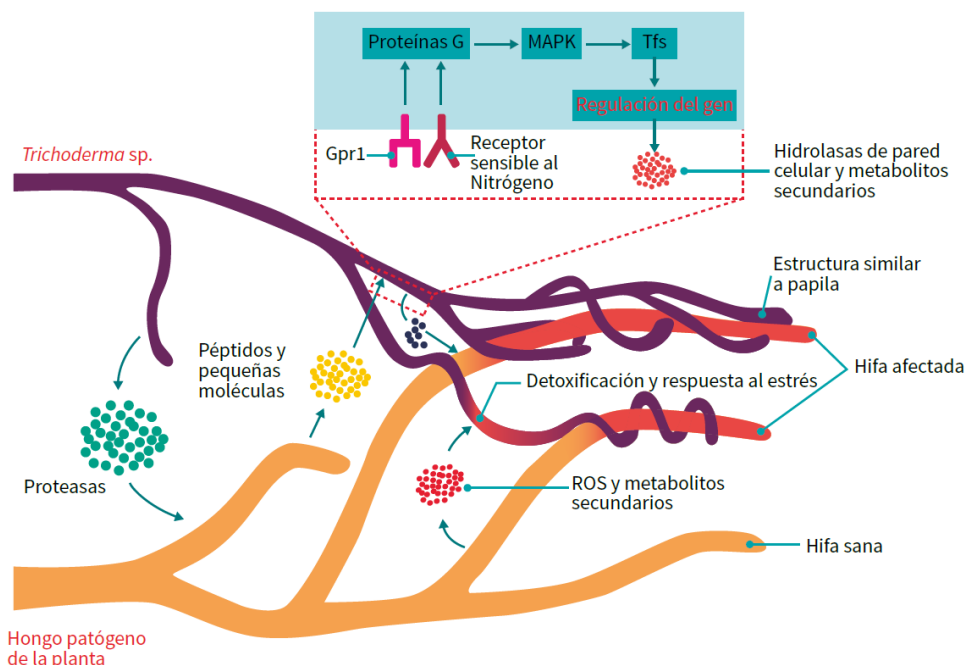


Figura 1. Micoparasitismo de *Trichoderma* spp. en la comunidad del suelo. El hongo *Trichoderma* reconoce a su hospedero mediante receptores sensibles al nitrógeno, activando rutas de señalización que inducen la producción de enzimas hidrolíticas y metabolitos secundarios. Estos compuestos degradan la pared celular del hongo patógeno y neutralizan su respuesta de defensa, permitiendo la colonización y control biológico del mismo.