

ARTÍCULO RESEÑA

Trichoderma spp. y su función en el control de plagas en los cultivos

B. Martínez^I, Danay Infante^I, Yusimy Reyes^{II}

^IGrupo de Fitopatología, Centro Nacional de Sanidad Agropecuaria (CENSA). Apartado 10, San José de las Lajas, CP 32700. Mayabeque, Cuba. Correo electrónico: bmcooca@censa.edu.cu; ^{II}Dpto. Biología y Sanidad Vegetal, Universidad Agraria de La Habana «Fructuoso Rodríguez Pérez»(UNAH). San José de las Lajas, Mayabeque, Cuba

RESUMEN: El objetivo del trabajo fue resumir los aspectos teóricos y prácticos de mayor importancia, sobre el género *Trichoderma* Persoon y su función como agente de control biológico de hongos y nematodos, su acción como inductor de resistencia en las plantas y estimulador de crecimiento, entre otros. No obstante, la ubicación taxonómica de las especies resulta difícil cuando se emplean solo aspectos morfológicos y en la actualidad se recurre también a la utilización de herramientas moleculares, que contribuyen a la identificación específica. Las especies de *Trichoderma*, de manera general, crecen rápidamente, producen conidios abundantes y tienen amplia gama de enzimas, que les permite habitar en casi todos los suelos agrícolas y en otros ambientes, demostrando gran plasticidad ecológica. Como su hábitat es el suelo, se le enmarcó como control biológico de patógenos presentes en el mismo; no obstante se demostró que tiene acción, contra hongos causantes de enfermedades foliares. Estas bondades como agente de control dependen más de las cepas de *Trichoderma*, que de la especie, pues estas pueden presentar diferencias en sus modos de acción, aún perteneciendo a una misma especie. Esto refuerza la necesidad de efectuar una correcta selección de los aislamientos respecto a sus dianas y ambientes, para obtener resultados consistentes en condiciones de campo.

Palabras clave: control biológico, manejo de plagas, compatibilidad plaguicida.

Trichoderma spp. and their role in the control of crop pests

ABSTRACT: The objective of this work was to summarize the most important theoretical and practical aspects of the genus *Trichoderma* Persoon and the role as a biological control agent of fungi and nematodes, as well as its action as an inductor of resistance in plants and a stimulator of growth, among others. However, the taxonomic position of the species is difficult to define when using only morphological aspects, and, currently molecular tools are also used, which contribute to the specific identification. In general, *Trichoderma* species grow quickly, produce abundant conidia and have wide range of enzymes. This allows them to live in almost all the agricultural soils and in other environments, showing their great ecological plasticity. *Trichoderma* is a soil fungus, and so it has been framed as a biological control of soil-borne pathogens; however its action against fungi causing leaf diseases has been shown. *Trichoderma* attributes are more dependent on the strain than on the species, because strains of the same species can have different action modes. This reinforces the necessity of a correct selection of the isolates depending on the targets and environments to get consistent results under field conditions.

Key words: biological control, pest management, pesticide compatibility.

INTRODUCCIÓN

El género *Trichoderma* fue descrito por Persoon en 1794. Posteriormente, Rifai hizo el primer agrupamiento en especies agregadas que se utiliza hasta el pre-

sente, a pesar de las dificultades que se presentan para la identificación de especies por este método, debido a la cercanía morfológica y la evolución de las mismas. Son hongos saprofitos del suelo y la madera, de crecimiento muy rápido (1). Las especies de este

género se encuentran ampliamente distribuidas por todas las latitudes, y se presentan naturalmente en diferentes ambientes, especialmente en aquellos que contienen materia orgánica o desechos vegetales en descomposición.

La acción de *Trichoderma* como micoparásito natural se demostró por Weindling en 1932, y su utilización en experimentos de control biológico se implementó a partir de 1970, cuando se incrementaron los estudios de campo para su uso en cultivos de hortalizas y ornamentales (2). No obstante, la información sobre su empleo en la producción agrícola es insuficiente y dispersa.

La capacidad de producir diversos metabolitos y de adaptación a diversas condiciones ambientales y sustratos, confiere a *Trichoderma* la posibilidad de ser utilizado en la industria biotecnológica.

El estudio de modos de acción en el proceso de selección de los aislamientos de *Trichoderma* como controlador biológico de determinada plaga, aún no se aborda profundamente como elemento clave en el manejo de la misma. Aspecto que repercute en la eficacia y perdurabilidad de los aislamientos seleccionados en los sistemas productivos.

El objetivo de este trabajo fue realizar un análisis crítico de los principales aspectos teóricos y prácticos sobre el género *Trichoderma* que permita a los lectores disponer de información importante, y que se encuentra dispersa en diferentes fuentes, para la selección y uso de este controlador biológico.

PARTE ESPECIAL

Aspectos taxonómicos

Rifai (3) revisó el género *Trichoderma* después que se introdujo por Persoon y propuso nueve especies agregadas: *Trichoderma piluliferum* Webster & Rifai, *Trichoderma polysporum* (Link ex Pers) Rifai, *Trichoderma hamatum* (Bon) Bain, *Trichoderma koningii* Rifai, *Trichoderma aureoviride* Rifai, *Trichoderma harzianum* Rifai, *Trichoderma longibrachiatum* Rifai, *Trichoderma pseudokoningii* Rifai y *Trichoderma viride* Pers ex S. F. Gray. Estas especies se identificaron teniendo en cuenta diferencias morfológicas y fisiológicas, como tipo de ramificación del conidióforo, forma del conidio, crecimiento y coloración de la colonia, entre otras.

Con la taxonomía establecida sobre caracteres morfológicos no se diferencian satisfactoriamente las especies en el género. En la actualidad el desarrollo de técnicas moleculares resulta decisivo en la identi-

cación y clasificación de los organismos. En este sentido se utiliza la Reacción en Cadena de la Polimerasa (PCR por sus siglas en inglés) específica de las regiones ITS1 e ITS2 y del factor de elongación, así como la secuenciación de estas para su comparación con las secuencias depositadas en GenBank TrichoBlast y en otras bases de datos, lo que facilita la identificación del aislamiento.

Partiendo de esta información se posibilitó ratificar especies, y se determinaron también otras nuevas, a partir de la variación intraespecífica notificada hasta ese momento, tal como evidenciaron Lieckfeldt *et al.* (4) en su estudio sobre *T. viride*, una de las primeras especies caracterizada e identificada únicamente por la rugosidad de la pared del conidio, que presenta dos tipos morfológicamente distintos (I y II), ya que cada uno de esos tipos posee un diseño de ADN mitocondrial diferencial. Posteriores estudios moleculares, morfológicos y fisiológicos, designaron al tipo I como el «verdadero» *T. viride*, anamorfo de *Hypocrea rufa* (Pers.: Fr.) y al II como una nueva especie, *Trichoderma asperellum* Samuels, la cual en términos moleculares se considera cercana al neotipo de *T. hamatum*. Consecuentemente, el taxa en *Trichoderma* incrementó de nueve, a más de 100 especies en años recientes (5).

El género *Trichoderma* en su estado vegetativo presenta micelio con septos simples. Las especies son haploides y su pared está compuesta por quitina y glucano. Se reproducen asexualmente por conidios. Presentan conidióforos hialinos ramificados, fiáldes simples o en grupos, conidios de 3 a 5 µm de diámetro, generalmente ovalados, unicelulares, coloreados (usualmente verdes); de rápido desarrollo en medios sintéticos. Tiene la capacidad de producir clamidosporas en sustratos naturales que, son unicelulares, pero pueden unirse entre dos o más. Estas estructuras son de vital importancia para la sobrevivencia del género en el suelo bajo condiciones adversas. El organismo crece y se ramifica desarrollando típicas hifas, de 5 a 10 µm de ancho (6).

Fisiología

Trichoderma es un hongo aeróbico, con capacidad para resistir un amplio intervalo de temperaturas, así por ejemplo, McBeath y Adelman (7) aislaron una cepa en suelo de Alaska, con crecimiento a 4°C y que toleró hasta 33°C.

La relación entre la temperatura y el desarrollo de *Trichoderma*, al parecer depende de la especie y del propio aislamiento. Se conoce que *T. pseudokoningii* y *Trichoderma saturnisporum* Hamill toleran de 40 a 41°C, las especies *T. koningii* y *T. hamatum*: 35°C y

T. viride y *T. polysporum*: 31°C, mientras *T. harzianum* hasta 38°C (8). Para esta última, en algunos aislamientos la temperatura óptima para el crecimiento fue de 20°C (9), aunque de manera general esta varía entre 25 y 30°C (10). Sin embargo a 30°C, la actividad antagonista de esta especie fue casi nula (11). Todo lo cual constituyen evidencias de que la temperatura óptima para el crecimiento, no necesariamente coincide con la de su actividad antagonista, y que existe estrecha relación entre aislamiento, antagonismo y temperatura.

Nico *et al.* (12) estudiaron seis especies de *Trichoderma* frente a *Sclerotinia* spp. y *Sclerotium rolfsii* Curzi y obtuvieron mayor colonización a 25-30°C y 20-25°C, respectivamente, con diferencias entre los aislamientos. Además, cuando las temperaturas del suelo oscilaron entre 10°C y 15°C y existe baja disponibilidad de nutrientes esenciales, *Trichoderma* no creció y disminuyó su actividad antagonista (1).

La luz y su espectro influyen en el desarrollo de *Trichoderma*, fundamentalmente sobre la esporulación. Las colonias del hongo que se desarrollaron bajo condiciones de luz alterna, fueron blancas y algodonosas al inicio y después zonadas concéntricas, alternando una banda delgada hialina con otra ancha de color verde oscuro, mientras que bajo la luz continua fueron uniformemente de color verde oscuro (13). La luz influye además, en la producción de metabolitos secundarios (14).

Las especies de *Trichoderma* no son exigentes con relación al pH del sustrato. Pueden crecer en suelos con pH desde 5,5 a 8,5 (15), aunque los valores óptimos se encuentran entre 5,5-6,5, es decir en un ambiente ligeramente ácido. El desarrollo de *Trichoderma* se activa con la presencia de humedad, con óptimo de 60% de la capacidad de retención de humedad del suelo. A porcentajes mayores de saturación, la colonización y sobrevivencia disminuyen por baja disponibilidad de oxígeno. Los aislamientos de *Trichoderma* ayudan a la descomposición de materia orgánica, además de los hongos a los cuales degrada (16). Se encuentran en suelos con abundante materia orgánica (17) y por su relación con esta, es ubicado en el grupo de hongos hipogeos, lignolícolas y predadores (1).

Capacidad antagonista y estimuladora

La capacidad como antagonista de *Trichoderma* es altamente variable. Mihuta-Grimm y Rowe (18) demostraron que de 255 aislamientos obtenidos de diferentes lugares, solo el 15% fue efectivo en el control de *Rhizoctonia*, y que las cepas nativas de un lugar son más efectivas que las importadas (19). Esta capacidad depende de la especificidad de la cepa y de sus

modos de acción; es decir pueden existir aislamientos que sean más eficientes para el control de un patógeno que de otro; por tal motivo, la especificidad debe ser evaluada (20). Esto evidenció, que es imprescindible la selección de aislamientos promisorios para el control de un agente plaga, que incluye el estudio de los mecanismos relacionados con dicho control.

Entre estos se encuentran: antibiosis, competencia (por espacio y nutrientes), micoparasitismo, desactivación de enzimas de los patógenos y otros (21). Recientemente, Harman (22) y Vinale *et al.* (23), informaron nuevos mecanismos con los cuales *Trichoderma* ejerce su acción como antagonista y colonizador de las raíces, como son:

- Aceleración del desarrollo del sistema radicular que posibilita la tolerancia al estrés por parte de la planta.
- Solubilización y absorción de nutrientes inorgánicos.
- Estimulación del crecimiento vegetal.
- Inducción de resistencia.

Estos actúan indirectamente sobre los patógenos, ya que su acción es elicitar o impulsar mecanismos de defensa fisiológicos y bioquímicos en la planta. El estudio de estos modos de acción en condiciones de campo es complejo, pues *Trichoderma* es un hongo cuyo hábitat es el suelo y la mayoría de estos procesos se efectúan en la rizosfera.

Según Mello (24), en las interacciones antagonistas pueden estar involucrados diferentes mecanismos de acción. La multiplicidad de estos en un aislamiento es una característica importante para su selección como agente de control biológico (20, 25).

Competencia

Un factor esencial para que exista competencia es la escasez o limitación de un requerimiento (espacio y/o nutrientes), por lo que competencia puede definirse como el comportamiento desigual de dos o más organismos ante un mismo requerimiento, siempre y cuando la utilización del mismo por uno de ellos, reduzca la cantidad necesaria para los demás.

La presencia de *Trichoderma* en suelos agrícolas y naturales en todo el mundo es una evidencia, de que es un excelente competidor por espacio y recursos nutricionales (26), y de su plasticidad ecológica (27). La competencia por nutrientes de *Trichoderma*, es principalmente por carbono, nitrato y hierro (28). De forma general, entre las cualidades que favorecen la competencia de este antagonista se encuentran, la alta velo-

cidad de crecimiento que posee gran parte de sus aislamientos y la secreción de metabolitos de diferente naturaleza, que frenan o eliminan a los competidores en el microambiente. Este modo de acción influye en «bloquear el paso» al patógeno y resulta importante para la diseminación del antagonista.

La competencia evaluada bajo condiciones *in vitro* (cultivo dual), se ejerce principalmente por espacio y en ella intervienen la velocidad de crecimiento de las cepas del antagonista y factores externos como tipo de sustrato, pH y temperatura, entre otros. En cultivo dual se manifestó competencia por el espacio en un grupo de aislamientos de *Trichoderma* frente a *Rhizoctonia solani* Kühn, potenciado por la alta velocidad de crecimiento y reconocimiento del patógeno por los mismos (20, 29).

Bajo condiciones *in vivo*, la competencia de *Trichoderma* en la rizosfera, se relacionó con la capacidad de colonización de la raíz y el espacio adyacente. En ella influyen de forma importante factores como tipo de suelo, pH, temperatura y humedad (26).

No obstante, la competencia en suelos o sustratos ricos en nutrientes por los que pudiera competir el patógeno, no es eficaz. Debido a esto, en aquellos suelos ricos en materia orgánica o con fertilización completa este mecanismo tiene menos valor práctico.

Micoparasitismo

Este es un proceso complejo en la interacción antagonista-patógeno, que ocurre en cuatro etapas (21, 30, 31): *Crecimiento quimiotrófico* donde *Trichoderma* puede detectar a distancia a sus posibles hospedantes (23), *Reconocimiento*: Se considera que existe una alta especificidad del antagonista por su sustrato (25), *Adhesión y enrollamiento*: Ocurre por la asociación de un azúcar de la pared del antagonista con una lectina presente en la pared del patógeno (32) y *Actividad lítica*: Producción de enzimas líticas extracelulares, fundamentalmente quitinasas, glucanasas y proteasas, que degradan las paredes celulares del patógeno y posibilitan la penetración de las hifas de *Trichoderma* (33). El micoparasitismo concluye con la pérdida del contenido citoplasmático de la célula hospedante, mostrando síntomas de disgregación (34). Diferentes interacciones hifales están involucradas en el micoparasitismo, tales como: enrollamiento, penetración, vacuolización, granulación, coagulación, desintegración y lisis (35). En el parasitismo a nivel microscópico no todas estas interacciones son siempre observadas, pues al parecer dependen del aislamiento de *Trichoderma*, del patógeno y de las condiciones del ambiente.

Las enzimas desempeñan una función esencial en el micoparasitismo, ya que la penetración de la hifa de *Trichoderma* en su hospedante está regida por la maquinaria enzimática de este antagonista, y depende más del aislamiento y del hospedante, que de la propia especie del biorregulador.

Entre las enzimas, se considera fundamental la β -1,3 glucanasa, estrechamente relacionada con la degradación de la pared celular de patógenos (36) y se evidenció una correlación positiva entre la secreción de β -1,3 glucanasa y N-acetylhexosaminidasa con la capacidad controladora de aislamientos de *Trichoderma* (37). Además de esta, Djonoviæ *et al.* (38) demostraron que la β -1,6-glucanasa (Tvbn3) presente en *Trichoderma virens* (Miller, Giddens & Foster) Arx, estaba involucrada en la regulación del micoparasitismo del fitopatógeno *Pythium ultimum* Trow, pues se indujo en presencia de paredes celulares de este último, confirmado posteriormente a través de bioensayo con plantas.

En otras interacciones, las especies de *Trichoderma* lograron producir polisacaridasas, proteasas y lipasas, compuestos que pueden intervenir en la degradación de la pared de las células de *Fusarium oxysporum* f. sp. *radicis - lycopersici* (Forl) (39). Haran *et al.* (40) encontraron diferentes niveles de producción de enzimas hidrolíticas, cuando *Trichoderma* se enfrentó a *S. rolfsii* o *R. solani*, y además, la actividad de una de las enzimas producida durante la acción parasítica de *Trichoderma* sobre *S. rolfsii*, no se detectó en la interacción *Trichoderma* vs *R. solani*, lo que evidenció la existencia de una selectividad en la producción enzimática por el antagonista en dependencia del agente fitopatógeno a controlar.

Por otro lado, el crecimiento de *Trichoderma* sobre el patógeno en cultivo dual, no es garantía de alta capacidad parasítica, ya que las hifas de ambos pueden compartir espacios en el sustrato sin llegar a parasitarlo (datos no publicados del autor).

Antibiosis

Los metabolitos con actividad antifúngica secretados por *Trichoderma* constituyen un grupo de compuestos volátiles y no volátiles, muy diverso en cuanto a estructura y función. Muchas cepas de *Trichoderma* producen estos metabolitos secundarios, algunos de los cuales inhiben otros microorganismos, con los que no se establece contacto físico y estas sustancias inhibitorias fueron consideradas «antibióticos» (26, 41).

Se identificaron compuestos del tipo de las alquilpironas (6- α -pentil-pirona), isonitrilos (isonitrina), poliquétidos (harzianolida), peptabioles (trichodermina,

atroviridina, alameticina, suzucacilina y trichozianina), dicetopiperacinas (gliovirina y gliotoxina), sesquiterpenos (ácido heptelídico) y esteroides (viridina) (30, 42). Recientemente, Vinale *et al.* (43) caracterizaron un grupo de metabolitos secundarios (azapilona, butenolide, 6-pentil-á-pirona, 1-hidroxi-3-metil-antraquinona, 1,8-dihidroxi-3-metil-antraquinona, koninginina, ácido heptelídico, trichoviridina, ácido harziánico, gliotoxina, gliovirina, viridina, viridiol) obtenidos de la interacción entre *R. solani* y dos cepas comerciales (T22 y T39) de *T. harzianum*.

Algunas especies de *Trichoderma* producen compuestos antifúngicos que actúan sobre *R. solani* y *S. rolfii* ocasionando la degradación de sus hifas (44), y otras la inhibición *in vitro* de la germinación de esporas de *Botrytis cinerea* Pers.:Fr. (45).

Con relación al efecto de *Trichoderma* sobre nematodos se notificó que las quitinasas y proteasas de *Trichoderma* spp. que son muy similares a las de los hongos nematófagos poseen potencial para atacar estos invertebrados (46). El proceso parasítico y el efecto de las enzimas y metabolitos de *Trichoderma* sobre nematodos pueden ocurrir en el suelo, en el interior de las raíces o sobre la superficie de estas.

La capacidad de una misma cepa de *Trichoderma* de secretar varios compuestos antifúngicos simultáneamente, limita el riesgo de aparición de microorganismos resistentes a estos metabolitos, aspecto relevante desde el punto de vista práctico. Estos resultados ejemplifican la importancia de la antibiosis como parte de la actividad antagonista de este hongo.

Desactivación de las enzimas de patógenos y Estimulación del crecimiento vegetal

La desactivación de los factores de patogenicidad de *Trichoderma* contra hongos fitopatógenos constituye un mecanismo de antagonismo indirecto poco estudiado.

Se supo que *T. harzianum* (T39), secreta una proteasa que degrada las enzimas que utiliza *B. cinerea* para atacar la pared celular de las plantas (21), mientras que *T. viride* produjo α -glucosidasa para degradar una fitotoxina de *R. solani* (30). Es posible que el potencial enzimático de *Trichoderma* para detener el proceso infeccioso de los patógenos sea mucho mayor, pues este controlador biológico secreta más de 70 metabolitos, entre ellos: sustancias estimuladoras del crecimiento y desarrollo de las plantas. Según Harman *et al.* (47), durante muchos años se supo de la habilidad de estos hongos para estimular el crecimiento de las plantas, en especial el sistema radicular, sin embargo, aún no se conocen con certeza los mecanis-

mos involucrados. Recientemente, se encontró que una cepa de *Trichoderma* contribuye al crecimiento de las raíces de maíz y algunos pastos, haciendo que estos cultivos sean más resistentes a la sequía (16). Este mismo autor observó, que aislamientos seleccionados de *Trichoderma* estimularon la germinación y la altura de plantas de frijol con una ganancia en peso de 60% aproximadamente. Por su parte, Mathivanan *et al.* (48) obtuvieron incremento significativo del crecimiento y floración en plantas de arroz con aplicaciones de *T. viride*.

Con relación a ese efecto existen opiniones divergentes. Smith *et al.* (49), señalaron que estos incrementos pudieran atribuirse a la eliminación de patógenos menores que se encuentran en la rizosfera, mientras que Windham (50) opinó, que *Trichoderma* era capaz de producir un factor regulador del crecimiento sobre plantas de diferentes cultivos. Por su parte, Altamore *et al.* (51) sugirieron que la promoción del desarrollo se debe a que *Trichoderma* tiene la capacidad de solubilizar manganeso, sin importar el pH del medio, ni la disponibilidad del mismo, es decir, que lo solubiliza constantemente, y como este microelemento es requerido para funciones fisiológicas de las plantas, como fotosíntesis, metabolismo del nitrógeno, síntesis de los compuestos aromáticos, y además, para precursores de aminoácidos y hormonas, de fenoles y de lignina, se asegura en parte el crecimiento y la resistencia a enfermedades en las plantas. Otros autores relacionaron este fenómeno con la influencia de *Trichoderma* sobre la nutrición mineral de las plantas superiores. Nicholas (52) indicó que *T. viride* suprime la absorción de iones orgánicos e incrementaba la de glucosa a través de las raíces. Lo *et al.* (53), refirieron que *Trichoderma* incrementaba la absorción de nutrientes a través del mejoramiento del desarrollo radicular o promoviendo la disponibilidad de nutrientes necesarios. La demostración de estas hipótesis requerirá de investigaciones futuras.

Inducción de resistencia

Estudios recientes a niveles celular y molecular explican la diversidad de vías y mecanismos de acción de este hongo (47). Según este autor, se descubrió, que algunas cepas de *Trichoderma* pueden activar un mecanismo nativo de defensa en las plantas, conocido como Inducción de Resistencia Sistémica (por sus siglas en inglés IRS). Esto supone que puedan controlar a patógenos distantes del lugar donde se encuentra físicamente el antagonista. Prueba de ello, fue que la colonización de las raíces de pepino con *T. asperellum*, indujo resistencia a *Pseudomonas syringae* pv. *lachrymans* (E. F. Smith & Bryan) Young, Dye &

Wilkie en el follaje (54). También existen evidencias de este modo de acción frente a nematodos (55).

Diversas clases de compuestos pueden ser liberados por *Trichoderma* en la zona de la rizosfera y estar relacionados con la IRS en las plantas. La primera clase son proteínas con actividad enzimática o de otro tipo. Algunas de las proteínas secretadas por *Trichoderma* al parecer inducen solo respuestas locales y necrosis (56, 57), otras activan mecanismos de defensa en plantas como los productos de los genes de avirulencia (58, 59). Otra clase de elicitores de defensa en las plantas incluye oligosacáridos y compuestos de bajo peso molecular, liberados por la acción de enzimas de *Trichoderma* (58, 59).

Dos grupos independientes de investigadores describieron un gen que codifica para una proteína elicitora en dos especies de *Trichoderma*, SM1 en *T. virens* (38) y Epl1 en *Trichoderma atroviride* Bissett (60); con estos genes se transformaron protoplastos de aislamientos de dichas especies y posteriormente se aplicaron en plantas de tomate, las que a su vez fueron inoculadas con *Alternaria solani* Sor. Las plantas tratadas con las cepas transformadas sufrieron menos daño por la presencia del patógeno, y presentaron mayor crecimiento que las plantas controles. Adicionalmente, se observó que los genes de defensa en tomate (chitinasa, 3-hydroxy-3-methylglutaryl CoA reductasa y β -1,3 glucanasa) durante la interacción con las cepas de *Trichoderma*, se indujeron en mayor grado en las plantas tratadas con las cepas transformadas, que en aquellas que recibieron la cepa silvestre, y en menor grado en las plantas sin inocular (61). Aún se esclarecen y amplían los conocimientos acerca de *Trichoderma* como inductor de resistencia, pero es indiscutible su función en la defensa de las plantas.

Compatibilidad de *Trichoderma* con productos agroquímicos

Para incorporar productos biológicos en el manejo de un cultivo, es imprescindible conocer la sensibilidad de los agentes biológicos a los agroquímicos que se emplearán en dicho manejo, con el fin de conservar su capacidad controladora y establecer medidas para su uso eficiente. En este aspecto la respuesta de *Trichoderma* varía en dependencia de las combinaciones especie/cepa de microorganismos y productos fitosanitarios evaluados.

Durán *et al.* (62) observaron una marcada inhibición del crecimiento micelial de *Trichoderma* frente al fungicida fludioxonil+metalaxil, a una dosis letal media inferior a la recomendada para campo. Sin embargo, en pruebas *in vitro* los fungicidas oxiclóruo de cobre, metalaxil y dimetomorf fueron compatibles con dife-

rentes especies de *Trichoderma*, mientras zineb, mancozeb y tiram mostraron ligera toxicidad y benomil se comportó como tóxico (63). De igual modo, en ensayos *in vitro*, los fungicidas propiconazol+piroquilon, carbendazim y tebuconazol+triadimenol, afectaron totalmente el crecimiento de dos cepas de *T. asperellum*, mientras que azoxistrobina solo produjo ligera afectación, aunque disminuyó de forma significativa la esporulación por mm² de las cepas evaluadas. De estos productos, propiconazol+piroquilon y tebuconazol+triadimenol afectaron la geminación de conidios de *T. asperellum* en más de 90%, y carbendazim y azoxistrobina en alrededor de 60% (datos no publicados de los autores).

La acción de los insecticidas sobre este agente de control biológico es variable. Dimetoato fue compatible *in vitro* con *Trichoderma* spp. (63), al igual que metamidofos. Sin embargo, cipermetrin y cihalotrin inhibieron significativamente el crecimiento de *T. asperellum*. No obstante, ninguno afectó la esporulación por mm², ni la germinación de conidios (datos no publicados de los autores).

El efecto de los herbicidas sobre *Trichoderma* es aún menos investigado. Los herbicidas también mostraron diferentes grados de incompatibilidad con aislamientos de *Trichoderma*. Se observó, que cuando se aplica *Trichoderma* al suelo en presencia de diclorán se afecta su viabilidad (64) y que los herbicidas fenoxaprop-p-etilo, 2,4D sal de amina y glifosato inhibieron significativamente el crecimiento de dos cepas de *T. asperellum* (65). No obstante, productos de este tipo como trifluralin y napropamida (63), y bispiribac-sodio fueron considerados compatibles con diferentes especies de *Trichoderma*. Los herbicidas tienen ligera influencia en la esporulación de este antagonista y solo 2,4D sal de amina inhibió la germinación de conidios de *T. asperellum* (65).

Las afectaciones de los plaguicidas se observan además, sobre las características culturales de *T. asperellum*, provocando variaciones en los bordes, coloración de las colonias y textura del micelio. Sin embargo, se informó que *Trichoderma* es capaz de degradar organoclorados, clorofenoles e insecticidas como dicloro difenil tricloroetano (DDT), endosulfán, pentacloronitrobenceno, aldrin y dieldrin, y herbicidas como trifluralin y glifosato (68). Los resultados evidenciaron la necesidad de evaluar la compatibilidad de cada nueva cepa promisorias con los agroquímicos empleados en los escenarios comunes de aplicación. Desde el punto de vista práctico, esto tiene gran importancia para determinar el momento de la incorporación del antagonista en el manejo del cultivo.

Por su parte, los iones metálicos también pueden interferir en la actividad enzimática de *Trichoderma* spp. y provocar cambios en el efecto antagonista de este hongo. Este es el caso del aluminio, que inhibió significativamente el crecimiento micelial del hongo, pudiendo limitar el mecanismo de acción por competencia, y del mercurio, que a bajas concentraciones afectó la producción de enzimas extracelulares (66), lo que pudiera interrumpir la actividad micoparasítica y la antibiosis entre otros modos de acción.

La respuesta de *Trichoderma* depende de la concentración del metal y del aislamiento del antagonista. Jaworska y Dłużniewska (67), comprobaron que altas concentraciones de manganeso (800ppm) inhibieron el crecimiento lineal de *T. harzianum* y disminuyeron la germinación conidial de *T. viride* y *T. harzianum*, así como la actividad antagónica de este último frente a *B. cinerea* y *R. solani*.

Aplicación de aislamientos de *Trichoderma* bajo diferentes condiciones

En la práctica se deben tener en cuenta aquellos aspectos, que permitan la expresión de los mecanismos de control de la cepa, y que se relacionan con la interacción planta - fitopatógeno susceptible - ambiente favorable (temperatura, humedad, presencia de oxígeno, pH), condiciones del suelo (estructura, contenido de materia orgánica y nutrientes) y horario de aplicación.

Los productos a partir de cepas seleccionadas de *Trichoderma* pueden ser aplicados bajo diferentes condiciones.

Así por ejemplo, *Trichoderma* puede ser inoculado al sustrato para semilleros o directamente al suelo en semilleros a campo abierto. Este tipo de tratamiento ofrece incluso una protección mayor a los cultivos. También puede mezclarse con abonos orgánicos (estiércol, *casting* y biotierra) y otras enmiendas utilizadas como biofertilizantes, tal como se hace con inoculantes bacterianos usados como fertilizantes ecológicos.

En semilleros de algodón se obtuvo cerca del 60% de reducción de la pudrición del cuello, causada por *R. solani*, cuando se aplicaron dos aislamientos de *T. asperellum* (25). En sistemas de producción protegida, el uso de *Trichoderma* en la obtención de plantas, es una práctica internacional, garantizando plantas de alta calidad y con protección.

La aplicación al suelo en pre-siembra, siembra y post-emergencia temprana, logró disminuir la incidencia de las enfermedades en más del 60%, y retrasó la

aparición de los síntomas de los patógenos en plantas (1). Durman *et al.* (69), lograron disminuir el crecimiento y la supervivencia de esclerocios de *R. solani* al aplicar aislamientos de *Trichoderma* spp., con resultados satisfactorios en el control de este patógeno en tomate de invernadero.

El tratamiento de la semilla con *Trichoderma* se emplea para el combate de hongos fitopatógenos, con los objetivos de disminuir la infestación natural acompañante de la misma, y darle protección en el nicho, al ser sembrada la semilla. Esta variante es muy utilizada por ser rápida, de fácil realización y economizar tiempo y recursos. En el proceso, es importante tener en cuenta la textura de las semillas y la incorporación de un adherente, para asegurar el recubrimiento de estas con la dosis recomendada del producto.

Villegas (1), con la inoculación a la semilla de *T. harzianum*, obtuvo disminución en poblaciones de *R. solani*, *Sarocladium* spp. y *Pythium* spp. en suelo, con incremento de la actividad del micoparásito.

En Cuba, con el tratamiento de semillas de tomate (*Solanum lycopersicum* L.), pimiento (*Capsicum annuum* L.) y tabaco (*Nicotiana tabacum* L.) con *Trichoderma* se protegieron eficientemente plantas frente a *R. solani*, sin necesidad de tratamiento al suelo previo a la siembra (70). En el cultivo del arroz se recomienda la desinfección de semillas con *Trichoderma* fundamentalmente para el control de *Sarocladium oryzae* (Sawada) W. Gams & D. Hawksw (71).

Mathivanan *et al.* (48) emplearon el tratamiento combinado a semilla y suelo con la cepa de *T. viride* (NCC 34) unos 25 días previos al trasplante, y lograron una reducción de la incidencia del Tizón de la vaina en arroz del 45,7%. Para el control de esta enfermedad se demostró que las aplicaciones a las plantas antes del trasplante y durante el primer estrés hídrico del cultivo, lograron una eficacia técnica de más de 70% con dos cepas de *T. asperellum* a la dosis de $3,5 \times 10^{11}$ conidios. ha⁻¹, estimulando además el ahijamiento de las plantas (20).

Especies/cepas de *Trichoderma* son capaces además, de combatir patógenos foliares y aéreos. En estos casos, es importante el uso de adherentes que sean compatibles con *Trichoderma*. Con aplicaciones aéreas de *T. harzianum*, a las dosis de 5 y 10 kg.ha⁻¹ se disminuyó la incidencia de *R. solani* en plantas de arroz, en aproximadamente 30% (72), mientras, aplicaciones de *T. harzianum* y *T. viride* al follaje cada 14 días, permitieron una disminución, tanto de la intensidad, como de la severidad de la moniliasis en cacao (73).

Otra forma de aplicación de *Trichoderma* es la aplicación en residuos vegetales. En este sentido, Correa (74) informó, que es posible la incorporación de *Trichoderma* para la descomposición de residuos de cosecha y que a su vez parasite a *R. solani*, y con ello disminuir la carga del patógeno en campos de arroz. Esta hipótesis fue comprobada por Garrido (75) cuando incorporó *T. harzianum* conjuntamente con los restos de cosecha de arroz y obtuvo una reducción de hasta 50% de los esclerocios y de 13,40% de la severidad de *R. solani* en el cultivo.

Las bondades que presentan las cepas del antagonista *Trichoderma*, han hecho posible la elaboración de productos biológicos con características amigables con el ambiente. Pero el éxito de estas como producto, está amparado por una precisa selección de cepas, tanto desde el punto de vista fisiológico, como por el atributo objeto de uso, y por un estricto sistema de calidad para su producción. La versatilidad, la gama de mecanismos biológicos y la plasticidad ecológica que posee *Trichoderma*, hicieron que se convirtiera en un excelente controlador biológico.

REFERENCIAS

1. Villegas M. *Trichoderma*. Características generales y su potencial biológico en la agricultura sostenible. 2005. Disponible en: <http://www.oriusbiotecnologia.com/tecnica/128-trichoderma-pers-caracteristicas-y-su-potencial-biologico-en-la-agricultura-sostenible> [Consultado: 11 de marzo 2010].
2. Chet I. Biological control of soil-borne plant pathogens with fungal antagonists in combination with soil treatments. p. 15-25. In: Hurnby, Y. (ed), *Biological Control of soil-borne Plant Pathogens* Wallingford. U.K.: Cab International, 1990.
3. Rifai M. A revision of the genus *Trichoderma*. Mycol. Pap. 1969;116:1-56.
4. Lieckfeldt E, Samuels G, Nirenberg H. A morphological and molecular perspective of *Trichoderma viride*: is it one or two species? *Applied and Environmental Microbiology*. 1999;65:2418-2428.
5. Druzhinina I, Kopchinskiy A, Kubicek C. The first 100 *Trichoderma* species characterized by molecular data. *Mycoscience*. 2006;47:55-64.
6. Harman G. *Trichoderma* spp., including *T. harzianum*, *T. viride*, *T. koningii*, *T. hamatum* and other sp. Deuteromycetes, Moniliales (asexual classification system). 2001. Disponible en: <http://www.Biocontrol.entomology.cornell.edu/pathogens/trichoderma.html> [Consultado: 2 de febrero de 2010].
7. McBeath J, Adelman M. Taxonomy of a new *Trichoderma* found in Alaska. *Abstract. Phytopathology*. 1991;81(10):1151.
8. Danielson R, Davey C. Non nutritional factors affecting the growth of *Trichoderma* in culture. *Soil Biology & Biochemistry*. 1973;5(5):495-504.
9. Knudsen G, Bin L. Effects of temperature, soil moisture, and wheat bran on growth of *Trichoderma harzianum* from alginate pellets. *Phytopathology*. 1990;80(8):724-727.
10. Rodríguez I, Arcia A. Caracterización fisiológica (temperatura, pH y luz) de 12 aislamientos de *Trichoderma* spp., *in vitro*. (Resumen). *Fitopatol Venezol*. 1993;6(2):53.
11. Rodríguez I, Arcia A. Efecto de doce aislamientos de *Trichoderma* spp., sobre el número, tiempo de formación y porcentaje de parasitismo de esclerocios de *Sclerotium rolfsii*, en cuatro temperaturas diferentes. (Resumen). *Fitopatol Venezol*. 1993;6(2):54.
12. Nico I, Monaco C, Rollán María. [IsBasedOn]. Investigación agraria. Producción y protección de vegetales, ISSN 0213-5000, 1999;14(1-2):33-48.
13. Wells H, Bell D, Jaworski C. Efficacy of *Trichoderma harzianum* as a biocontrol for *Sclerotium rolfsii*. *Phytopathology*. 1972 62:442-447.
14. Purschwitz, Müller S, Kastner C, Fischer R. Seeing the rainbow: light sensing in fungi *Current Opinion in Microbiology*. 2006;9:566-571.
15. Besoain X. Control biológico de *Pyrenochaeta lycopersici* y *Phytophthora nicotianae* en tomates bajo invernadero. 2005. Disponible en: http://mazinger.sisib.uchile.cl/repositorio/lb/ciencias_agronomicas/montealegre_j/13.html [Consultado: 1 de abril 2011].
16. Páez O. Uso agrícola de *Trichoderma*. 2006. Disponible en: <http://www.soil-fertility.com/trichoderma/espagnol/index.shtml> [Consultado: 10 de enero de 2008].
17. Arias M. Hongos Antagonistas o micopatógenos en: Guía de insumos biológicos para el Manejo Integrado de Plagas. Corporación para Desarrollo de Insumos y Servicios Agroecológicos Armonía. p. 59-62. 2004.

18. Mihuta-Grimm L, Rowe C. *Trichoderma* spp. as biocontrol agents of *Rhizoctonia* damping-off of radish in organic soil and comparison of four delivery systems. *Phytopathology*. 1986;76(3):306-312.
19. Arcia A. Uso de Antagonistas en el Control de Fitopatógenos del Suelo. En Curso sobre Control Microbial de Insectos Plagas y Enfermedades en Cultivos. Seminario en la Universidad Centro Occidental (UCLA). Barquisimeto - Venezuela. 20p. 1995.
20. Martínez B, Reyes Y, Infante D, González E, Baños H, Cruz A. Selección de aislamientos de *Trichoderma* spp. candidatos a biofungicidas para el control de *Rhizoctonia* sp. en arroz. *Rev Protección Veg*. 2008;23(2):118-125.
21. Harman G. Myths and dogmas of control. Changes in perceptions derived from research on *Trichoderma harzianum* T-22. *Plant Disease*. 2000;84(4):377-393.
22. Harman G. Overview of Mechanisms and Uses of *Trichoderma* spp. *Phytopathology*. 2006;96(2):190-194.
23. Vinale F, Sivasithamparamb K, Ghisalberti EL, Marra R, Woo L, Lorito M. *Trichoderma*-plant-pathogen interactions. *Soil Biology & Biochemistry*. 2008;40:1-10.
24. Mello M, Ávila C, Gomes A. Cepas de *Trichoderma* spp. para el control biológico de *Sclerotium rolfsii* en soya. En: *Biocontrol de Fitopatógenos con Trichoderma y otros antagonistas*. Taller Latinoamericano Memorias, Ed. CIDISAV, Ciudad de La Habana, Cuba, 2006.
25. Hoyos-Carvajal L, Chaparro P, Abramsky M, Chet I, Orduz S. Evaluación de aislamientos de *Trichoderma* spp. contra *Rhizoctonia solani* y *Sclerotium rolfsii* bajo condiciones *in vitro* y de invernadero. *Agron Colomb*. 2008;26(3):451-458.
26. Hjeljord L, Tronsmo A. *Trichoderma* and *Gliocladium* in biological control: an overview. p. 131-151. In: Harman, G.; Kubicek, C. (Eds.) *Trichoderma & Gliocladium*. Volumen 2. Enzymes, biological control and commercial applications. Taylor & Francis. London, UK, 1998.
27. Infante D, Martínez B, González N, Reyes Y. Mecanismos de acción de *Trichoderma* frente a hongos fitopatógenos. *Rev Protección Veg*. 2009;24(1):14-21.
28. Sivan A, Chet I. Degradation of fungal cell walls by lytic enzymes of *Trichoderma harzianum*. *J. Gen. Microbiol*. 1989;135:675-682.
29. Reyes Y, Martínez B, Infante D. Evaluación de la actividad antagónica de trece aislamientos de *Trichoderma* spp. sobre *Rhizoctonia* sp. *Rev Protección Veg*. 2008;23(2):112-117.
30. Howell C. Mechanisms employed by *Trichoderma* species in the biological control of plant diseases: The history and evolution of current concepts. *Plant Diseases*. 2003;87(1):4-10.
31. Woo L, Scala F, Ruocco M, Lorito M. The molecular biology of the interactions between *Trichoderma* spp., phytopathogenic fungi, and plants. *Phytopathology*. 2006;96:181-185.
32. Chet I, Benhamou H. Mycoparasitism and lytic enzymes. p.153-152. In: Harman, G.; Kubicek, C. (Eds.) *Trichoderma & Gliocladium*. Volumen 2. Enzymes, biological control and commercial applications. Taylor & Francis. London, UK, 1998.
33. Küçük Ç, Kivanç M. *In vitro* Antifungal Activity of Strains of *Trichoderma harzianum*. *Turk J. Biol*. 2004;28:111-115.
34. Nico I, Monaco I, Del Bello G, Alippi H. Efecto de la adición de enmiendas orgánicas al suelo sobre la capacidad patogénica de *Rhizoctonia solani*: II Micoflora asociada y antagonismo *in vitro* de los aislados más frecuentes. *RIA*. 2005;34(Pt II)(1):29-44.
35. Chet I, Harman G, Baker R. *Trichoderma hamatum*: Its hyphal interactions with *Rhizoctonia solani* and *Pythium* spp. *Microbial Ecology*. 1981;7:29-38.
36. Sanz L, Montero M, Redondo J, Llobell A, Monte E. Expression of an β -1,3-glucanase during mycoparasitic interaction of *Trichoderma asperellum*. *FEBS Journal*. 2005;272:493-499.
37. Larralde-Corona C, Santiago M, Sifuentes A, Rodríguez I, Shirai K, Narváez J. Control potential and polyphasic characterization of novel native *Trichoderma* strains against *Macrophomina phaseolina* isolated from sorghum and common bean. *Appl Microbiol Biotechnol*. 2008;80:167-177.
38. Djonović S, Pozo M, Kenerley C. Tvbg3, a β -1,6-Glucanase from the Biocontrol Fungus *Trichoderma virens*, Is Involved in Mycoparasitism and Control

- of *Pythium ultimum*. Appl Environ Microbiol. 2006;72(12):7661-7670.
39. Chérif M, Benhamou N. Cytochemical aspects of chitin breakdown during the parasitic action of a *Trichoderma* sp. on *Fusarium oxysporum* f sp. *radiscis-lycopersici*. Phytopathology. 1990;80(12):1406-1414.
 40. Haran S, Schickler H, Oppenheim A, Chet I. Differential expression of *Trichoderma harzianum* chitinases during mycoparasitism. Phytopathology. 1996;86:980-985.
 41. Dennis C, Webster J. Antagonistic properties of species groups of *Trichoderma*. I. Production of non-volatile antibiotics. Transactions of the British Mycological Society. 1971;57:25-39.
 42. Sivasithamparam K, Ghisalberti L. Secondary metabolism in *Trichoderma* and *Gliocladium*. pp. 139-191. En: Harman, G.E., Kubicek, C.P. (Eds.), *Trichoderma and Gliocladium*, Volumen 1. Taylor and Francis Ltd., London, 1998.
 43. Vinale F, Marra R, Scala F, Ghisalberti L, Lorito M, Sivasithamparam K. Major secondary metabolites produced by two commercial *Trichoderma* strains active against different phytopathogens. Letters in Applied Microbiol. 2006;43:143-148.
 44. Cook R, Baker K. The nature of practice of Biological Control of Plant Pathogens. Second Edition. USA, p. 539, 1989.
 45. Lorito M, Peterbauer C, Hayes K, Harman G. Synergistic interaction between fungal cell wall degrading enzymes and different antifungal compounds enhances inhibition of spore germination. Microbiology. 1994;140(Pt 3):623-629.
 46. Morton CO, Hirsch PR, Kerry B. Infection of plant-parasitic nematodes by nematophagous fungi - a review of application of molecular biology to understand infection processes and to improve biological control. Nematology. 2004;6:161-170.
 47. Harman G, Howell C, Viterbo A, Chet I, Lorito M. *Trichoderma* species-opportunistic, avirulent plant symbionts. Nature Review Microbiology. 2004;2:43-56.
 48. Mathivanan N, Prabavathy V, Vijayanandraj V. Application of Talc Formulations of *Pseudomonas fluorescens* Migula and *Trichoderma viride* Pers. ex S.F. Gray Decrease the Sheath Blight Disease and Enhance the Plant Growth and Yield in Rice. J. Phytopathology. 2005;153:697-701.
 49. Smith V, Wilcox W, Harman G. Potential for biological control of *Phytophthora* and Crown Rots of apple by *Trichoderma* and *Gliocladium* spp. Phytopathology. 1990;80(9):880-885.
 50. Windham M, Elad Y, Baker R. A mechanism for increased plant growth induced by *Trichoderma* spp. Phytopathology. 1986;76:518-521.
 51. Altomare C, Norvell WA, Bjorkman T, Harman G. Solubilization of phosphates and micronutrients by the plant growth-promoting and biocontrol fungus *Trichoderma harzianum* Rifai 1295-22. Applied Environmental Microbiology. 1999;5:2926-2933.
 52. Nicholas D. Influence of the rhizosphere on the mineral nutrition of the plant. In Ecology of Soil - Borne Plant Pathogens. R. W. Baker and W. C. Snyder Eds. University of California press, Berkeley, Los Angeles. 571 pp, 1965.
 53. Lo C, Nelson E, Hayes C, Harman G. Ecological studies of transformed *Trichoderma harzianum* strain 1295-22 in the rhizosphere and on the phylloplane of creeping bentgrass. Phytopathology. 1998;88(2):129-136.
 54. Shores M, Harman G, Mastouri F. Induced Systemic Resistance and Plant Responses to Fungal Biocontrol Agents. Annu. Rev. Phytopathol. 2010;48:21-43.
 55. Sharon E, Chet I, Spiegel Y. *Trichoderma* as a Biological Control Agent (Chapter 8). In: Davies K, Spiegel Y. (eds.). Biological Control of Plant-Parasitic Nematodes: Building Coherence between Microbial Ecology and Molecular Mechanisms, © Springer Science, 2011.
 56. Martínez C, Blanc F, Le Claire E, Besnard O, Nicole M, Baccou JC. Salicylic acid and ethylene pathways are differentially activated in melon cotyledons by active or heat-denatured cellulase from *Trichoderma longibrachiatum*. Plant Physiol. 2001;127:334-344.
 57. Brotman Y, Briff E, Viterbo A, Chet I. Role of Swollenin, an expansin-like protein from *Trichoderma*, in plant root colonization. Plant Physiol. 2008;147:779-789.
 58. Woo S, Lorito M. Exploiting the interactions between fungal antagonists, pathogens and the plant for

- biocontrol. In: Vurro M.; Gressel J. (Eds.). Novel Biotechnologies for Biocontrol Agent Enhancement and Management. Springer. 107-130, 2007.
59. Woo SL, Scala F, Ruocco M, Lorito M. The molecular biology of the interactions between *Trichoderma* spp., phytopathogenic fungi, and plants. *Phytopathology*. 2006;96:181-185.
60. Seidl V, Marchetti M, Schandl R, Allmaier G, Kubicek CP. Epl1, the major secreted protein of *Hypocrea atroviridis* on glucose, is a member of a strongly conserved protein family comprising plant defense response elicitors. *FEBS J*. 2006;273:4346-4359.
61. Salas M. Generación de cepas transformantes del hongo *Trichoderma* spp. que expresen constitutivamente la versión AS y OE del gen SM1 que codifica para un elicitor del sistema de defensa en plantas. Conferencia en IPICYT, 1 Nov. 2007. San Luis Potosí, México. 2007. Disponible en: <http://www.ipicyt.edu.mx/Trichoderma/elicitortransformación.php.htm>. [Consultado: 24 de marzo de 2011].
62. Durán E, De Romero Y, Romero M, Ramallo J. Sensibilidad *in vitro* de cepas de *Trichoderma* aisladas de semillas de soja frente al fungicida MAXIM® XL. *Boletín Micológico*. 2007;22:51-54.
63. Muiño B, Sáenz M, Stefanova M, Pomas A, Díaz I. Compatibilidad de *Trichoderma* spp. con plaguicidas y fertilizantes en el cultivo del tabaco (*N. tabacum* L.). *Fitosanidad*. 2006;10(2):153.
64. Israel S, Mawar R, Lodha S. Soil solarization, amendments and bio-control agents for the control of *Macrophomina phaseolina* and *Fusarium oxysporum* f. sp. *cumini* in aridisols. *Annals of Applied Biology*. 2005;146:481-491.
65. Reyes Y, Martínez B, Infante D, García-Borrego J. Evaluación de la compatibilidad de *Trichoderma asperellum* Samuels con algunos de los herbicidas de mayor uso en el cultivo del arroz. XVII Congreso Científico del INCA, Nov. 2009. San José de las Lajas, Habana, Cuba, 2009.
66. Kredics L, Antal Z, Manczinger L, Szekeres A, Kevei F, Nagy E. *Trichoderma* Strains with Control Potential. *Food Technol Biotechnol*. 2003;4(1):37-42.
67. Jaworska J, Dłużniewska J. The Effect of Manganese ions on development and antagonism of *Trichoderma* Isolates. *Polish J of Environ. Stud*. 2007;16(4):549-553.
68. Espósito E, Dasilva M. Systematics and environmental application of the genus *Trichoderma*. *Microbiology*. 1998;24:89-98.
69. Durman S, Menéndez A, Godeas A. Evaluation of *Trichoderma* spp. as antagonistic of *Rhizoctonia solani* *in vitro* and as biocontrol in greenhouse tomato plants. *Revista Argentina de Microbiología*. 1999;31:13-18.
70. Stefanova M. *Trichoderma* Gran antagonista de hongos nocivos. 2006. Disponible en: http://www.teorema.com.mx/articulos.php?id_sec=46&id_art=2601&id_ejemplar=77. Núm. 58. [Consultado: 01 de junio de 2008].
71. Meneses R, Gutiérrez A, García A, Antigua G, Gómez J, Correa F, Calvert L, Hernández J. Guía para el trabajo de campo en el manejo integrado de plagas del arroz. Quinta Edición. Instituto de Investigaciones del Arroz. Sancti Spíritus, Cuba. 63p., 2008.
72. Rodríguez H, Nass H, Cardona R, Alemán L. Alternativas para controlar el añublo de la vaina, causado por *Rhizoctonia solani* del arroz. *Fitopatología Venezolana*. 1999;12(1):18.
73. Verde W. Dos Hongos Antagónicos (*Trichoderma harzianum* y *Trichoderma viride*). Efecto en el control de la Moniliasis (*Moniliophthora roreri* Cif y Par. Evans *et al.*) del cacao en la Región Ucayali. Tesis. Ing. Agr. UNAS. Perú. 70 pp., 2007.
74. Correa F. Principales enfermedades del arroz. p. 123-144. En: Pantoja A, Fischer A, Correa F, Sanit L, Ramírez A. (Eds.) «MIP en Arroz: manejo integrado de plagas; artrópodos, enfermedades y malezas». Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT). Caracas, Venezuela, 1997.
75. Garrido M. *Trichoderma*. 2009. Disponible en: <http://miguelgarridorondoy.blogspot.com/2009/07/trichoderma.html>. [Consultado: 07 de julio de 2010].

Recibido: 23-11-2012.

Aceptado: 2-2-2013.