

TRICHODERMA: EL SIMBIONTE OPORTUNISTA DE LAS PLANTAS CON MULTITALENTO BENÉFICO

Luis Ángel Morales Mora¹, Soley Berenice Nava Galicia¹, Omar Romero Arenas², Ignacio Eduardo Maldonado Mendoza³, Frida Escamilla Barragán¹ y Martha Bibbins Martínez^{1*}

¹Centro de Investigación en Biotecnología Aplicada-Instituto Politécnico Nacional, Carretera Estatal Sta. Inés Tecuexcomac-Tepetitla km 1.5, Tepetitla de Lardizábal, Tlaxcala, México. C. P. 90700

²Laboratorio 204 de Hongos comestibles y Patología vegetal, Ecocampus Valsequillo, Edificio Val 1, Km 7, carretera a San Baltazar Tetela, San Pedro Zacachimalpa, CP 72960, Puebla, Pue, México.

³Departamento de biotecnología agrícola, CIIDIR-Sinaloa. Instituto Politécnico Nacional, Boulevard Juan de Dios Bátiz Paredes. No. 250. Guasave, Sinaloa, México. CP 81101

*e-mail: lmoralesm2300@alumno.ipn.mx y mbibbinsm@ipn.mx

RESUMEN

Trichoderma es un género de hongos ascomicetos filamentosos e hipocrealinos, con varios talentos en distintos campos, por ejemplo, son capaces de formar simbiosis oportunistas con las raíces de las plantas, en el suelo pueden solubilizar nutrientes y hacerlos biodisponibles para las raíces, en ese mismo nicho pueden parasitar y competir con otros hongos para finalmente usarlos como alimento y ganar territorio en la rizosfera. Estas aptitudes de *Trichoderma* se deben en gran medida a su capacidad de crecimiento, producción de metabolitos secundarios y enzimas que trascienden en el éxito de su colonización. Estas destrezas, presentes en distintas especies de *Trichoderma* les ha permitido adaptarse a distintas condiciones ambientales y utilizando diversos sustratos como alimento o establecer una diafonía bioquímica con las raíces vegetales tan fina al grado de crear una simbiosis benéfica para ambos organismos. Tras colonizar la raíz pueden modular una respuesta a nivel sistémico y poner en modo alerta todas y cada una de las partes de la planta ante la invasión por algún patógeno. Además, promueven el desarrollo de raíces laterales, mejoran el sabor de los frutos y aumentan la biomasa foliar. En general, promueven el crecimiento vegetal de las plantas colonizadas. Esta propiedad se explota en el desarrollo de biofertilizantes, ya que también son altamente resistentes a los fungicidas químicos, lo que los convierte en bioefectores adecuados para aplicarlos junto con pesticidas químicos y hacer un manejo integrado del cultivo promoviendo un sistema agro productivo sustentable.

Palabras clave: *Trichoderma*, Respuesta sistémica inducida (ISR), antagonista, biocontrol y crecimiento vegetal.

ABSTRACT

Trichoderma is a genus of filamentous and hypocreale ascomycete fungi, with several talents in different fields, for example, they can form opportunistic symbioses with the roots of plants, in soil they can solubilize nutrients and make them bioavailable for the roots, within the same niche they can parasitize and compete with other fungi to finally use them as food and gain territory in the rhizosphere. These abilities of *Trichoderma* are largely due to its growth capacity, production of secondary metabolites and enzymes that transcend the success of its colonization. These skills present in different species of *Trichoderma* have allowed them to adapt to different environmental conditions and use various substrates as food or establish a biochemical crosstalk with the plant roots so fine to the point of creating a beneficial symbiosis for both organisms. After colonizing the root, they can modulate the response at a systemic level and put each part of the plant on alert in the event of invasion by a pathogen. In addition, they promote the development of lateral roots, improve the flavor of the

fruits, and increase leaf biomass. In general, they promote plant growth of colonized plants. This property is exploited in the development of biofertilizers, since they are also highly resistant to chemical fungicides, which makes them suitable bioeffectors to apply together with chemical pesticides and carry out integrated crop management, promoting a sustainable agro-productive system.

Key words: *Trichoderma*, Induced Systemic Response (ISR), antagonist, biocontrol, and plant growth.

I. INTRODUCCIÓN

Trichoderma es un género de hongos ascomicetos filamentosos de color verde, por lo general se encuentra creciendo de forma asexual (anamórfica) sobre la madera en descomposición, observándose una colonia verde como resultado de la maduración de sus conidios, esta es la forma imperfecta de *Trichoderma* (Figura 1), no obstante, en la naturaleza también se encuentra su forma sexual (teleomorfo) conocido como *Hypocrea* o forma completa de *Trichoderma* (Jaklitsch, 2009). De hecho, los *Trichoderma* pertenecen a la familia Hypocreaceae y al orden Hipocreales, curiosamente ambos nombres según el griego antiguo provienen de “hupókrisis” lo cual se puede traducir al latín como “hipócrita” o “poco sincero”.

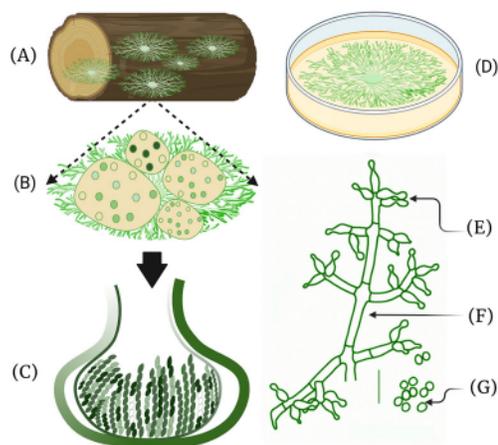


Figura 1. Estadios morfológicos (panel 1): A) Crecimiento sexual de *Trichoderma* (*Hypocrea*), B) Estromas de *Hypocrea* sobre madera en descomposición, C) Ascas con ascosporas, D) micelio en PDA, E) Fiálides, F) Hifas septada y G) Conidios. **Clave taxonómica de *T. harzianum* Rifai (panel 2):** A) Conidióforos hialinos, erectos y ramificados, B) masas de esporas apicalmente en las fiálides verticiladas: fiálides cortas y gruesas, C) Clamidosporas marrones, subglobosas y D) Conidios filiosporosos, hialinos, globosos, subglobosos u ovados, unicelulares (Watanabe 2002).

Es por ello que los científicos han atribuido dos caras a *Trichoderma*, la buena y la mala. En este artículo nos enfocaremos en la cara benéfica de este organismo, así que nos preguntamos ¿Cuáles son los rasgos que le dan una cara buena a *Trichoderma*?, pues bien, algunos rasgos positivos de *Trichoderma* son su talento en el biocontrol de hongos fitopatógenos, esto ya se ha demostrado mayormente en las especies de; *T. asperellum*, *T. atroviride*, *T. harzianum*

y *T. virens* (Navi & Yang, 2020). Además, al género *Trichoderma* se le ha adjudicado la capacidad de promoción del crecimiento vegetal y la protección de las plantas por parte de hongos endófitos y su papel en la inducción de la respuesta sistémica inducida (ISR) y la respuesta sistémica adquirida (SAR). *Trichoderma* también posee una gran capacidad para producir una amplia gama de metabolitos secundarios, diversas enzimas y compuestos con actividad antifúngica o antibacteriana. Todos estos aspectos positivos forman parte de los talentos de *Trichoderma* (Figura 2).

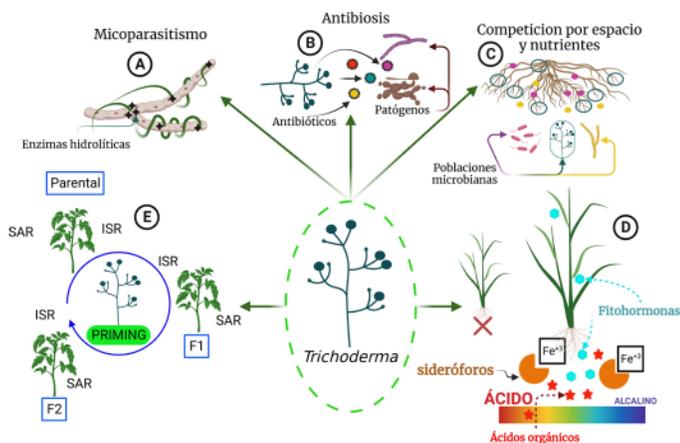


Figura 2. Principales talentos de *Trichoderma* en la rizosfera. A) Micoparasitismo de hongos fitopatógenos a través de la liberación de enzimas hidrolíticas y la absorción de los restos celulares de las hifas del hongo huésped, B) Antibiosis a partir de la liberación de metabolitos secundarios con propiedades antifúngicas y antibacterianas, C) competición directa por nichos y nutrientes en la Rizosfera frente a otros grupos microbianos, D) Promotor del crecimiento vegetal, a partir de la liberación de ácidos orgánicos que acidifican el suelo y solubilizan fosfatos, liberación de sideróforos que secuestran el hierro y producción de fitohormonas, todos estos compuestos impactan en la salud y desarrollo de las plantas, E) Inducción de resistencia sistémica, entrenamiento de las plantas a partir de la activación de las vías de resistencia sistémica inducida (ISR) y resistencia sistémica adquirida (SAR) dichas características se heredan a la siguiente generación de plantas hijas gracias al efecto de bioprimering de las plantas progenitoras.

2. TRICHODERMA Y SUS MÚLTIPLES TALENTOS

2.1 *Trichoderma*: el ingeniero de las raíces y promotor del desarrollo vegetal

La colonización del hongo *Trichoderma spp.*, en raíces de plantas ha demostrado tener efectos benéficos en el desarrollo de las mismas entre los que destacan; una mayor tasa de germinación, más uniformidad en la emergencia de plántulas, un aumento en el peso seco y fresco de los tejidos, más vigor y altura en las plantas, una floración más uniforme y abundante, aumento en el contenido de clorofila y la eficiencia fotosintética, entre otros más (Mendoza-Mendoza et al., 2018; Poveda et al., 2019; Sánchez-Montesinos et al., 2020). Este efecto de promoción del crecimiento de las plantas se debe en gran medida a que *Trichoderma* tiene la capacidad de alterar procesos fisiológicos, como la conductancia estomática, la tasa de transpiración, la tasa

neta de fotosíntesis, la regulación del dióxido de carbono, la absorción de agua y nutrientes (Doni et al., 2014) Esta última parte se ha visto en suelo, donde el hongo tiene la capacidad de mejorar la absorción de nutrientes mediante la solubilización y quelación de minerales involucrados en el metabolismo de la planta, mediante la acidificación del suelo por la producción de ácidos orgánicos (ácido tartárico, el ácido succínico, el ácido láctico y el ácido cítrico), la quelación de compuestos como el hierro (III) por moléculas como los sideróforos, dejando este mineral biodisponible para la absorción radicular lo cual mejora el crecimiento de las plantas (Subramaniam et al., 2022).

2.2 *Trichoderma* y la inducción de resistencia en su huésped vegetal

Otro aspecto que los científicos han evaluado es como la inoculación del hongo *Trichoderma* participa en la protección y resistencia de las plantas cuando estas se encuentran sometidas algún tipo de estrés. Por ejemplo, en 2018 (Ghorbanpour et al., 2018) colaboradores, informaron que la inoculación de *T. harzianum* en semillas y plántulas de tomate ayudo a mitigar el estrés biótico y abiótico al que fueron sometidas las plantas, logrando mitigar el daño oxidativo. Además, otras especies como *T. virens* y *T. atroviride* han demostrado tener la capacidad para inducir una respuesta sistémica tras su inoculación sobre raíces de *Arabidopsis thaliana* en condiciones axénicas (Contreras-Cornejo et al., 2011). Pero ¿Cómo se induce esta respuesta?, Pues al parecer, tras el primer contacto de *Trichoderma* con *A. thaliana*, esta no reconoce al hongo como un microorganismo benéfico, sino al contrario, lo reconoce como un posible invasor en sus raíces y de manera inmediata enciende sus vías canónicas de inmunidad basal, es decir, la acumulación de las fitohormonas de ácido salicílico, ácido jasmónico y etileno, posteriormente tras el dialogo bioquímico la planta baja los niveles de defensa y permite la colonización inter e intracelular por el hongo benéfico (González-López et al., 2021). Esta inducción de resistencia a nivel sistémico ha demostrado eficacia para tolerar y suprimir la invasión de patógenos importantes como *Botrytis cinerea* en sistemas tripartitos en condiciones de laboratorio.

2.3 “Priming” y la herencia epigenética de la ISR mediada por *Trichoderma*

De forma coloquial se puede decir que el priming o cebado de *Trichoderma* sobre plantas huésped es un fenómeno de preparación de las plantas ante algún tipo de estrés, ya sea biótico o abiótico (Conrath et al., 2015). En los sistemas duales planta-*Trichoderma*, el priming es un proceso dinámico (Lorito et al., 2010), y se pueden identificar cuatro etapas temporales: Etapa 1: la percepción temprana de *Trichoderma* por parte de la planta que solo dura unas pocas horas; Etapa 2: señalización celular, que da lugar a respuestas de defensa sistémicas que pueden durar varios días y decaer gradualmente en semanas; Etapa 3: cebado

duradero y la Etapa 4: herencia transgeneracional (Morán-Díez et al., 2021). Las dos últimas etapas duran desde unas pocas semanas hasta la etapa de descendencia. Se ha informado que la resistencia que proporciona el fenómeno de priming por parte de *Trichoderma* en las plantas es una resistencia duradera contra el estrés biótico y abiótico al equilibrar las diferentes vías dependientes de fitohormonas. Por ello, se plantea que, en esta imprimación duradera transgeneracional (Pieterse et al., 2014), *Trichoderma* puede estar involucrado en la regulación epigenética de las plantas a través de modificaciones y reemplazos de histonas (Luna et al., 2012), (hipo)metilación del ADN (Pavet et al., 2006) y metilación del ADN dirigida por ARN (Ramírez-Valdespino et al., 2019).

2.4 *Trichoderma*: el hongo come hongos (Micoparasitismo)

Trichoderma usa el micoparasitismo como mecanismo para alimentarse de otros hongos (Figura 3), este proceso consta de varios pasos; 1) reconocimiento del hongo fitopatógeno, 2) adhesión a las hifas del fitopatógeno, 3) penetración celular y degradación de las hifas y 4) finalmente absorción de los restos celulares del hongo fitopatógeno (Daguerre et al., 2014). Este proceso involucra la secreción de enzimas hidrolíticas y biomoléculas señalizadoras además de la formación de apresorios por parte de *Trichoderma*. Es su mecanismo por excelencia para el control de hongos fitopatógenos en la rizosfera.

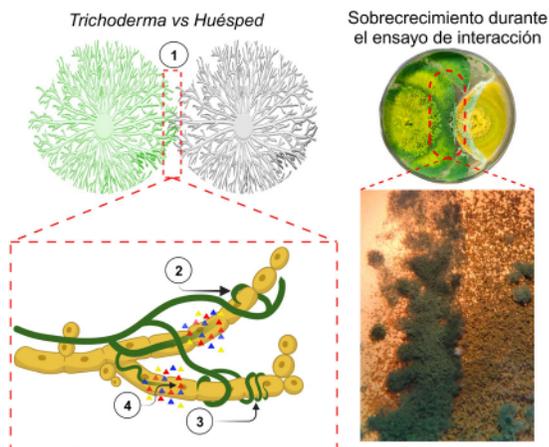


Figura 3. Micoparasitismo de *Trichoderma* sobre hongos fitopatógenos. 1) Quimiotropismo de las hifas de *Trichoderma* hacia su huésped, 2) Desarrollo de ganchos y adhesión por medio de hidrofobinas, 3) Estrangulamiento por medio de superenrollamiento y 4) Degradación de las hifas del huésped por la secreción de enzimas hidrolíticas; quitinasas y glucanasas (CWDE).

2.5 *Trichoderma* y la sana distancia frente a fitopatógenos (Antibiosis)

La antibiosis se basa en la capacidad que tiene *Trichoderma* para producir diversos metabolitos secundarios con actividad antibacteriana y antifúngica que comprenden metabolitos tóxicos volátiles y no volátiles. La diversidad es muy grande y con funciones diferentes, pero entre los compuestos

más frecuentes se encuentran las enzimas hidrolíticas y compuestos como el ácido harziánico, alamicinas, tricolina, peptaiboles, aldehído fórmico, acetaldehídos, entre otros (Gajera & Domadiya, 2013; Hermosa et al., 2014).

2.6 ¡Sálvese quien pueda!, *Trichoderma* y la competencia por nutrientes

Los nutrientes diseminados en la rizosfera son vitales para el desarrollo de los organismos rizosféricos incluidos organismos benéficos y fitopatógenos. Un mecanismo que usa *Trichoderma* para regular las poblaciones de fitopatógenos transmitidos por el suelo, es la competencia por el nicho ecológico y por los nutrientes, a saber, los principales nutrientes por los que compiten son carbono, nitrógeno y hierro. Se ha demostrado que algunas cepas de *Trichoderma* tienen mayor eficiencia para solubilizar nutrientes del suelo en comparación con hongos fitopatógenos, un ejemplo clásico es el secuestro del hierro (III) por la liberación de sideróforos (hidroxamatos) por parte de *Trichoderma* (Andrade-Hoyos et al., 2023), de esta forma no deja el hierro disponible para los fitopatógenos, lo que en última instancia resulta en la supresión de la infección patógena.

3. CONCLUSIONES

El aprendizaje acerca de los estilos de vida de *Trichoderma* aún está en proceso y es todo un desafío para la investigación científica el seguir desentrañando los secretos de la diafonía molecular y el dialogo bioquímico entre *Trichoderma* y las plantas huésped. Sin embargo, es importante concluir que cerca del 90 % de la literatura apunta a que estos hongos tienen un enorme potencial para ser implementados en planes estratégicos con miras a una agricultura sustentable y formar parte de la revolución de los microorganismos.

4. AGRADECIMIENTOS

Al Instituto Politécnico Nacional y Secretaría de Investigación y Posgrado, proyectos SIP No. 20231995 y CONACYT beca No. 842309

5. Referencias

Andrade-Hoyos, P., Rivera-Jiménez, M. N., Landero-Valenzuela, N., Silva-Rojas, H. V., Martínez-Salgado, S. J., & Romero-Arenas, O. (2023). Ecological and biological benefits of the cosmopolitan fungus *Trichoderma* spp. in agriculture: A perspective in the Mexican countryside. *Revista Argentina de Microbiología*. <https://doi.org/10.1016/j.ram.2023.06.005>

Conrath, U., Beckers, G. J. M., Langenbach, C. J. G., & Jaskiewicz, M. R. (2015). Priming for Enhanced Defense. In *Annual Review of Phytopathology* (Vol. 53, pp. 97–119). Annual Reviews Inc. <https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-080614-120132>

- Contreras-Cornejo, H. A., Macías-Rodríguez, L., Beltrán-Peña, E., Herrera-Estrella, A., & López-Bucio, J. (2011). *Trichoderma*-induced plant immunity likely involves both hormonal- and camalexin dependent mechanisms in *Arabidopsis thaliana* and confers resistance against necrotrophic fungus *Botrytis cinerea*. *Plant Signaling and Behavior*, 6(10), 1554–1563. <https://doi.org/10.4161/psb.6.10.17443>
- Daggerre, Y., Siegel, K., Edel-Hermann, V., & Steinberg, C. (2014). Fungal proteins and genes associated with biocontrol mechanisms of soil-borne pathogens: A review. In *Fungal Biology Reviews* (Vol. 28, Issue 4, pp. 97–125). Elsevier Ltd. <https://doi.org/10.1016/j.fbr.2014.11.001>
- Doni, F., Isahak, A., Che Mohd Zain, C. R., & Wan Yusoff, W. M. (2014). Physiological and growth response of rice plants (*Oryza sativa* L.) to *Trichoderma* spp. inoculants. *AMB Express*, 4(1), 1–7. <https://doi.org/10.1186/s13568-014-0045-8>
- Gajera, H. P., & Domadiya, R. (2013). Molecular mechanism of *Trichoderma* as bio-control agents against phytopathogen system-a review. <https://www.researchgate.net/publication/267571641>
- Ghorbanpour, A., Salimi, A., Ghanbary, M. A. T., Pirdashti, H., & Dehestani, A. (2018). The effect of *Trichoderma harzianum* in mitigating low temperature stress in tomato (*Solanum lycopersicum* L.) plants. *Scientia Horticulturae*, 230, 134–141. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2017.11.028>
- González-lópez, M. D. C., Jijón-moreno, S., Dautt-castro, M., Ovando-vázquez, C., Ziv, T., Horwitz, B. A., & Casas-flores, S. (2021). Secretome analysis of *arabidopsis-trichoderma* atroviride interaction unveils new roles for the plant glutamate: Glyoxylate aminotransferase gga1 in plant growth induced by the fungus and resistance against botrytis cinerea. *International Journal of Molecular Sciences*, 22(13). <https://doi.org/10.3390/ijms22136804>
- Hermosa, R., Cardoza, R. E., Rubio, M. B., Gutiérrez, S., & Monte, E. (2014). Secondary Metabolism and Antimicrobial Metabolites of *Trichoderma*. In *Biotechnology and Biology of Trichoderma* (pp. 125–137). Elsevier B.V. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-59576-8.00010-2>
- Jaklitsch, W. M. (2009). European species of *Hypocrea* Part I. The green-spored species. *Studies in Mycology*, 63, 1–91. <https://doi.org/10.3114/sim.2009.63.01>
- Lorito, M., Woo, S. L., Harman, G. E., & Monte, E. (2010). Translational research on *Trichoderma*: From 'omics to the field. *Annual Review of Phytopathology*, 48, 395–417. <https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-073009-114314>
- Luna, E., Bruce, T. J. A., Roberts, M. R., Flors, V., & Ton, J. (2012). Next-generation systemic acquired resistance. *Plant Physiology*, 158(2), 844–853. <https://doi.org/10.1104/pp.111.187468>
- Mendoza-Mendoza, A., Zaid, R., Lawry, R., Hermosa, R., Monte, E., Horwitz, B. A., & Mukherjee, P. K. (2018). Molecular dialogues between *Trichoderma* and roots: Role of the fungal secretome. In *Fungal Biology Reviews* (Vol. 32, Issue 2, pp. 62–85). Elsevier Ltd. <https://doi.org/10.1016/j.fbr.2017.12.001>
- Morán-Diez, M. E., Martínez de Alba, Á. E., Rubio, M. B., Hermosa, R., & Monte, E. (2021). *Trichoderma* and the plant heritable priming responses. In *Journal of Fungi* (Vol. 7, Issue 4). MDPI AG. <https://doi.org/10.3390/jof7040318>
- Navi, S. S., & Yang, X. B. (2020). Use of *Trichoderma* in the Management of Diseases in North American Row Crops (pp. 187–204). https://doi.org/10.1007/978-981-15-3321-1_10
- Pavet, V., Quintero, C., Cecchini, N. M., Rosa, A. L., & Alvarez, M. E. (2006). *Arabidopsis* Displays Centromeric DNA Hypomethylation and Cytological Alterations of Heterochromatin Upon Attack by *Pseudomonas syringae*. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 19(6), 577–587. <https://doi.org/10.1094/MPMI>
- Pieterse, C. M. J., Zamioudis, C., Berendsen, R. L., Weller, D. M., Van Wees, S. C. M., & Bakker, P. A. H. M. (2014). Induced systemic resistance by beneficial microbes. *Annual Review of Phytopathology*, 52, 347–375. <https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-082712-102340>
- Poveda, J., Hermosa, R., Monte, E., & Nicolás, C. (2019). *Trichoderma harzianum* favor's the access of arbuscular mycorrhizal fungi to non-host Brassicaceae roots and increases plant productivity. *Scientific Reports*, 9(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-019-48269-z>
- Ramírez-Valdespino, C. A., Casas-Flores, S., & Olmedo-Monfil, V. (2019). *Trichoderma* as a model to study effector-like molecules. In *Frontiers in Microbiology* (Vol. 10, Issue MAY). Frontiers Media S.A. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.01030>
- Sánchez-Montesinos, B., Diánez, F., Moreno-Gavira, A., Gea, F. J., & Santos, M. (2020). Role of *Trichoderma aggressivum* f. *europaeum* as plant-growth promoter in horticulture. *Agronomy*, 10(7). <https://doi.org/10.3390/agronomy10071004>
- Subramaniam, S., Zainudin, N. A. I. M., Aris, A., & Hasan, Z. A. E. (2022). Role of *Trichoderma* in Plant Growth Promotion. In *Advances in Trichoderma Biology for Agricultural Applications* (pp. 257–280). https://doi.org/10.1007/978-3-030-91650-3_9