

© 2022 Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza.

Este es un artículo Open Access bajo la licencia CC BY-NC-ND (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>).

TIP Revista Especializada en Ciencias Químico-Biológicas, 25: 1-14, 2022.

<https://doi.org/10.22201/fesz.23958723e.2022.520>

## *Bacillus subtilis* y *Trichoderma*: Características generales y su aplicación en la agricultura

Yared González-León<sup>1</sup>, Jaime Ortega-Bernal<sup>2</sup>,  
Miguel Angel Anducho-Reyes<sup>1</sup> y Yuridia Mercado-Flores<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup>Universidad Politécnica de Pachuca, Carretera Pachuca-Cd Sahagún Km 20, Rancho Luna Ex-hacienda de Santa Bárbara. Zempoala, 43830, Hidalgo, México. <sup>2</sup>Centro de Innovación y Desarrollo Tecnológico Valle del Mezquital SEDAGROH. Pedro Moreno # 76, Col. La Reforma, Mixquiahuala de Juárez, 42700, Hidalgo, México. \*E-mail: [yuridiamercado@upp.edu.mx](mailto:yuridiamercado@upp.edu.mx)

### RESUMEN

La provisión de alimentos requiere, en la actualidad, de nuevas herramientas que ayuden a incrementar la productividad de los cultivos sin impactos negativos al medio ambiente. La rizósfera de las plantas, es la parte del suelo influenciada por las secreciones de las raíces, su alta actividad microbiana alberga diferentes microorganismos con importantes aplicaciones agrícolas, que pueden ser utilizados en el desarrollo de productos que contribuyan a enfrentar los retos de la agricultura actual, tal es el caso de la bacteria *Bacillus subtilis* y diferentes especies de hongos del género *Trichoderma*, los cuales han sido ampliamente estudiados y utilizados por ser benéficos para las plantas. En la presente revisión, se describen las características generales y las propiedades de estos microorganismos, que los convierten en una herramienta amigable con los agroecosistemas que ayude a lograr la soberanía alimentaria, sin recurrir a insumos químicos.

**Palabras clave:** agricultura, hongo benéfico, interacción planta-microorganismo, rizósfera, rizobacteria.

### *Bacillus subtilis* and *Trichoderma*: General characteristics and their agricultural applications

### ABSTRACT

Currently, food provision requires new tools that allow increasing the productivity of crops, without negative impacts on the environment. The plant rhizosphere is the soil part highly influenced by the root secretions. In this area, there is a high microbial activity, where different microorganisms, with agronomic applications, can live, and these can be used to develop products that contribute to face the challenges of current agriculture, such as the case of the bacterium *Bacillus subtilis* and different fungi species of the *Trichoderma* genus, which have been widely studied and used for the benefits that they give to plants. In this review, general characteristics of these microorganisms are described and the capacities these possess for their application in agricultural production, like an eco-friendly tool that helps to achieve food sovereignty, without the use of chemical compounds.

**Key words:** agriculture, beneficial fungus, plant-microorganism interaction, rhizosphere, rhizobacteria.

## INTRODUCCIÓN

**A** lo largo de la historia, la humanidad ha buscado garantizar la disponibilidad de los alimentos para combatir el problema del hambre a nivel mundial, es por ello que en la década de los sesenta surge un movimiento que se conoce como “la revolución verde”, en la que se logró incrementar la producción agrícola mediante el uso de maquinaria e insumos mejorados de origen químico, como los fertilizantes, los pesticidas y los herbicidas que hasta el momento siguen utilizándose (Chirinos, Leal & Montilla, 2006; McArthur & McCord, 2017); sin embargo, este movimiento al ser aplicado de manera intensiva, ha tenido consecuencias ambientales negativas; por ejemplo, la desertificación de los suelos destinados a la agricultura; además del impacto perjudicial a nivel social y económico (González-León, Anducho-Reyes, Cartagena-Luna & Mercado-Flores, 2020).

Con el fin de solucionar el problema, la intervención de la biotecnología ha permitido elaborar bioproductos para el campo (Rivera-Cruz *et al.*, 2008), que aprovechan la capacidad de microorganismos específicos para estimular el desarrollo vegetal, por medio de mecanismos que hacen que los nutrientes estén más disponibles para las plantas; además de ayudar en el control de las plagas y las enfermedades, con lo que se contribuye a prevenir la erosión del suelo al disminuir el uso y la aplicación de los agroquímicos (González-León *et al.*, 2020).

La bacteria *Bacillus subtilis* y el hongo *Trichoderma*, han sido considerados como algunos de los microorganismos de mayor importancia en la agricultura, ya que se ha demostrado su efectividad como promotores del desarrollo e inductores de resistencia a diferentes tipos de estrés en las plantas (Su, Liu, Fang & Zhang, 2020; Tseng *et al.*, 2020); así como, en el control de las enfermedades que año con año merman la producción agrícola (Villarreal-Delgado *et al.*, 2018; Morán-Díez, Martínez de Alba, Rubio, Hermosa & Monte, 2021), por lo que su aplicación es una alternativa al uso de los productos químicos, para disminuir o evitar un empleo indiscriminado (González-León *et al.*, 2020). En esta revisión, se describen los aspectos más importantes de estos dos microorganismos, resaltando su potencial biotecnológico para la industria agrícola con el objetivo de proteger la salud de los seres humanos y la de los ecosistemas, una agricultura sostenible que pueda garantizar la soberanía alimentaria.

## CARACTERÍSTICAS GENERALES DE *Bacillus subtilis*

*Bacillus subtilis* es una procariota ampliamente distribuida en la naturaleza, que se aísla de una gran variedad de ambientes (Earl, Losick & Kolter, 2008; Alcaraz *et al.*, 2010). Su forma es bacilar con un diámetro de 850 nm, es Gram positiva; generalmente, móvil con flagelos peritricos, aerobia y anaerobia facultativa, además de catalasa positiva que degrada el almidón. Crece en un amplio intervalo de pH de entre 4.9 a 9.3, a temperaturas de 10

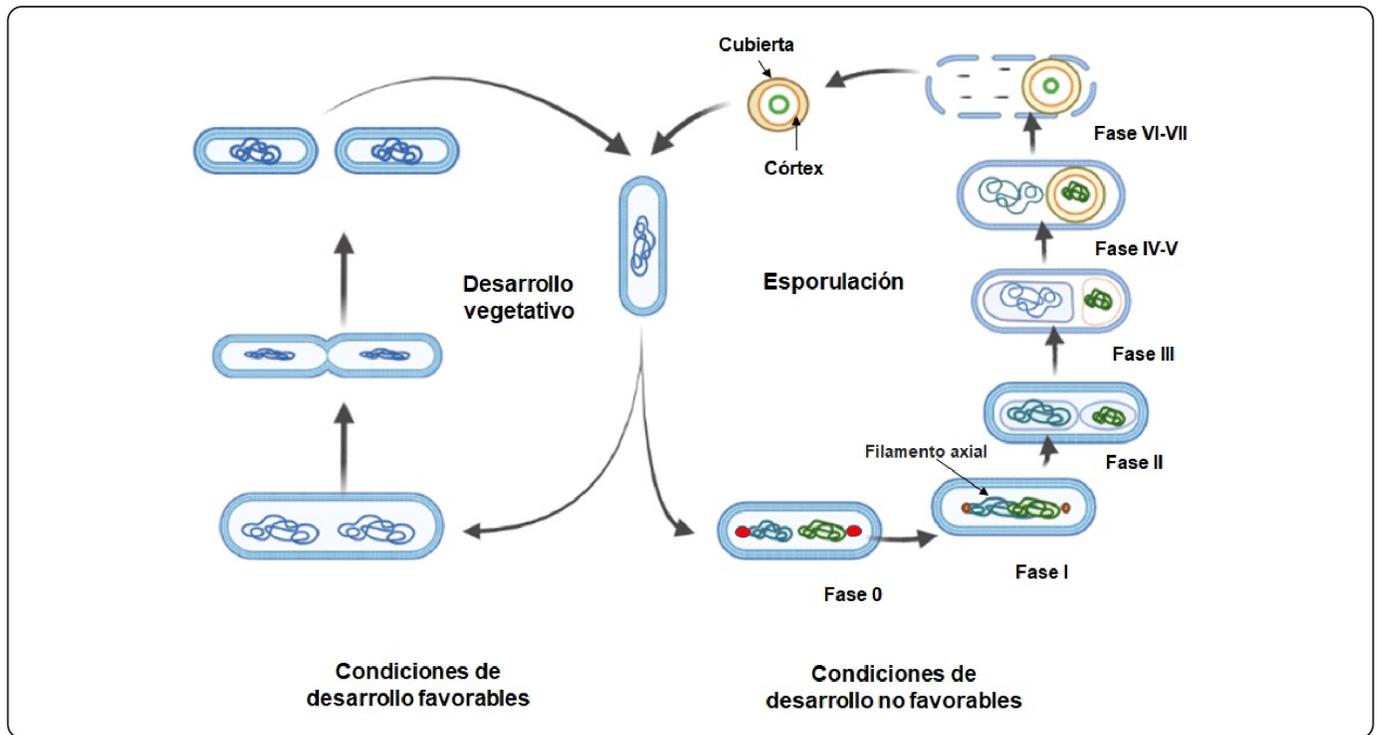
a 48 °C y un óptimo de 28 a 35 °C, con la capacidad de formar endosporas (Ravel & Fraser, 2005; Errington & Wu, 2017). Es conocida por la producción de una gran variedad de compuestos con acción antimicrobiana (Nagórska, Bikowski & Obuchowski, 2007; Chen *et al.*, 2008); además de ser considerada una fábrica celular con aplicación en la industria (Su *et al.*, 2020).

Su clasificación taxonómica es la siguiente; phylum: Firmicutes, clase: Bacilli, orden: Bacillales, familia: Bacillaceae, género: *Bacillus*, especie: *B. subtilis* (Skerman, McGowan & Sneath, 1980; Schoch *et al.*, 2020). Su ciclo de vida se divide en dos fases: crecimiento vegetativo o somático y esporulación. La primera, ocurre en condiciones bióticas y abióticas favorables, en donde la población bacteriana se desarrolla de forma exponencial dividiéndose de manera simétrica por fisión binaria. En un escenario de inanición o estrés nutricional, ocurre la segunda fase o formación de las endosporas, estructuras de resistencia que pueden permanecer viables por periodos largos de tiempo sobreviviendo en condiciones extremas de temperatura, desecación, pH y radiación solar, las cuales pueden germinar en respuesta a señales químicas ambientales que indican que el medio es propicio para el desarrollo vegetativo (Tan & Ramamurthi, 2014; Errington & Wu, 2017) (Figura 1).

El propósito de la esporulación es producir células latentes metabólicamente inactivas. En *B. subtilis* es un proceso que se comprende a gran detalle y que implica una división celular asimétrica, en donde se puede observar la preespora la cual está inmersa en la célula madre con la función de proteger al genoma. Esta estructura, después de un complejo proceso que involucra ocho fases (0-VII), se lisa para dejar libre a la endospora madura (Errington & Wu, 2017).

En la Fase 0 una subpoblación bacteriana detecta las condiciones de inanición y mata a las células vecinas que siguen en estado somático; este proceso depende de dos factores secretados denominados de muerte Skf y Sdp, lo cual incrementa los nutrientes circundantes que son aprovechados por las células “caníbales” para el desarrollo, replicación del material genético y producción de toxinas (Liu *et al.*, 2010; Pérez-Morales, Ho, Liu, Dorresteijn & Ellermeier, 2013). La entrada a la esporulación es, principalmente, regulada por el factor de transcripción Spo0A, el cual es activado por un sistema de autofosforilación que involucra a las histidin kinasas KinA, KinB, KinC, KinD y KinE, a partir de las cuales el grupo fosforil es transferido a Spo0A por las fosfotransferasas Spo0F y Spo0B, el resultado es Spo0A-fosforilado que regula a los genes relacionados con la formación de la endospora (Tan & Ramamurthi, 2014; Errington & Wu, 2017).

Durante la Fase I, se condensan las dos copias del material genético, en donde los orígenes de replicación, de cada una, se anclan a los polos de la célula dando la apariencia



**Figura 1.** Representación esquemática del ciclo de desarrollo de *Bacillus subtilis*. Esquema original elaborado utilizando el software en línea BioRender.com. Figura, creatividad personal.

de un serpentín que se distribuye a lo largo del bacilo, esta estructura recibe el nombre de filamento axial. Para el anclaje y segregación del DNA, es necesaria la proteína RacA, con la cual se asegura que la prespora y la célula madre reciban una copia (Tan & Ramamurthi, 2014). El proceso tiene que ser altamente regulado para evitar la síntesis de más copias de la información genética, en este caso, existe la participación de tres proteínas adicionales, SirA que se une al sitio de replicación e inhibe el proceso (Rahn-Lee, Merrih, Grossman & Losick, 2011), Sda inhibe la entrada a la esporulación al unirse a la histidín kinasa KinA durante la replicación activa del DNA (Cunningham & Burkholder, 2009) y Spo0A-fosforilada participa de forma indirecta, al regular el número de copias y actúa como regulador transcripcional del gen que codifica para sirA (Boonstra *et al.*, 2013).

La siguiente Fase es la II en la que ocurre la división asimétrica de la célula para la formación del tabique polar, seguido de la Etapa III que se caracteriza por la inmersión de la prespora (Tan & Ramamurthi, 2014). En este punto, se aprecia el sello característico de la esporulación por la formación de un septo asimétrico que permite apreciar a la célula madre separada de la región que dará lugar a la endospora (Camp & Losick, 2009). Este proceso lo realizan una serie de proteínas de compartimento específico denominadas factores sigma ( $\sigma^E$ ,  $\sigma^F$ ,  $\sigma^G$  y  $\sigma^K$ ) (Regan, Itaya & Piggot, 2012; Tan & Ramamurthi, 2014). Durante este evento hay una asimetría genética temporal, debido a que sólo

un tercio del genoma se encuentra dentro de la prespora, el resto es introducido por la acción de la DNA-translocasa SpoIIIE (Fiche *et al.*, 2013); posteriormente ocurre su envolvimiento, en donde esta estructura es recubierta por una doble capa membranal, para finalmente quedar en el citosol de la célula madre (Errington & Wu, 2017).

El ensamble de la cubierta y del córtex de la prespora ocurre en las Fases IV y V, estas estructuras son dos caparazones concéntricos, la primera constituida de proteínas es la más externa; mientras que la segunda es una peptidoglucana especializada; juntas darán protección a la endospora contra las condiciones ambientales adversas (McKenney, Driks & Eichenberger, 2013), para que madure en la Etapa VI y sea liberada en la Fase VII al producirse la lisis de la célula madre (Tan & Ramamurthi, 2014).

En cuanto a la producción de *B. subtilis* para el desarrollo de los bioproductos agrícolas, la fase somática es la más accesible, mediante la aplicación de bioprocesos enfocados al incremento de la biomasa; sin embargo, la formación de las endosporas es una característica que aporta ventajas, por sus propiedades de resistencia que favorecen una mayor vida de anaquel; así como la permanencia del microorganismo en el ambiente. La decisión en cuanto a la fase que se utilizará en el campo, podría estar determinada por las características de los agroecosistemas, por lo que es necesario estudiar las interacciones de la fase vegetativa o la de esporulación con la planta.

*B. subtilis* se considera una Rizobacteria Promotora del Crecimiento Vegetal o PGPR por sus siglas en inglés (Plant Growth-Promoting Rhizobacteria), por tener mecanismos directos e indirectos que benefician a los cultivos; sin embargo, el proceso de colonización es fundamental para que establezca su asociación con las plantas (Hashem, Tabassum & Fathi Abd Allah, 2019).

### MECANISMOS DE *Bacillus subtilis* PARA LA COLONIZACIÓN DE LAS RAÍCES

La colonización del sistema radicular por *Bacillus subtilis*, es un proceso que resulta en una asociación benéfica tanto para la planta como para el microorganismo (Hashem *et al.*, 2019). Este último, tiene la habilidad de formar biopelículas por lo que, la quimiotaxis debida a los exudados y a los polisacáridos de la planta y su detección por los quimiorreceptores de la bacteria, es fundamental para la localización de la raíz y su establecimiento en la rizósfera (Glekas *et al.*, 2012; Beauregard, Chai, Vlamakis, Losick & Kolter, 2013; Yang *et al.*, 2015). En este caso las células bacterianas se dirigen en conjunto hacia su blanco por un movimiento coordinado comúnmente conocido como “swarming” (Kearns, 2010) y cuya traducción al español es, “en forma de enjambre”, (Figura 2) permitiendo que la movilización e invasión de las superficies sea más rápida y efectiva (Hashem *et al.*, 2019).

El movimiento se ve favorecido por la producción de agentes surfactantes que, en el caso de *B. subtilis*, se denominan surfactinas, que reducen la tensión superficial y permiten el desplazamiento celular (Kearns & Losick, 2003; Kearns, 2010).

Para este mismo proceso, se ha descrito también la participación del producto del gen *swrA* que actúa como activador de la expresión de los genes responsables de la biosíntesis de los flagelos, incrementando su número en la superficie de la bacteria (Calvio *et al.*, 2005).

La formación de la biopelícula de *B. subtilis*, también, se ha estudiado desde un punto de vista evolutivo, al plantear que los análisis de la co-evolución de la bacteria con su planta hospedera, darían información para el desarrollo de productos a base de este microorganismo con mayor poder de colonización (Kovács & Dragoš, 2019). Por otro lado, investigaciones realizadas *in vitro* han demostrado que la formación de la biopelícula y el swarming se ven afectados por la presencia de pesticidas a base de aceite de neem, malation y piretrina; sin embargo, es necesario realizar estudios *in situ* para conocer su efecto durante la colonización de las raíces (Newton, Amstutz & Patrick, 2020).

La capacidad de formación de la biopelícula en las cepas de *B. subtilis* que constituyen los productos para el campo, o de aquellos aislados con potencial de uso, debe de ser evaluada tanto *in vitro* como *in situ*. Esta habilidad puede ser un factor condicionante para el éxito de la aplicación del microorganismo en cuanto a su permanencia en la rizósfera.

### MECANISMOS DIRECTOS DE *Bacillus subtilis* QUE FAVORECEN A LAS PLANTAS

Como todas las PGPRs, *Bacillus subtilis* posee mecanismos que inciden directamente en las plantas, otorgándoles beneficios (Figura 3) (Lugtenberg & Kamilova, 2009; Su *et al.*, 2020). Su

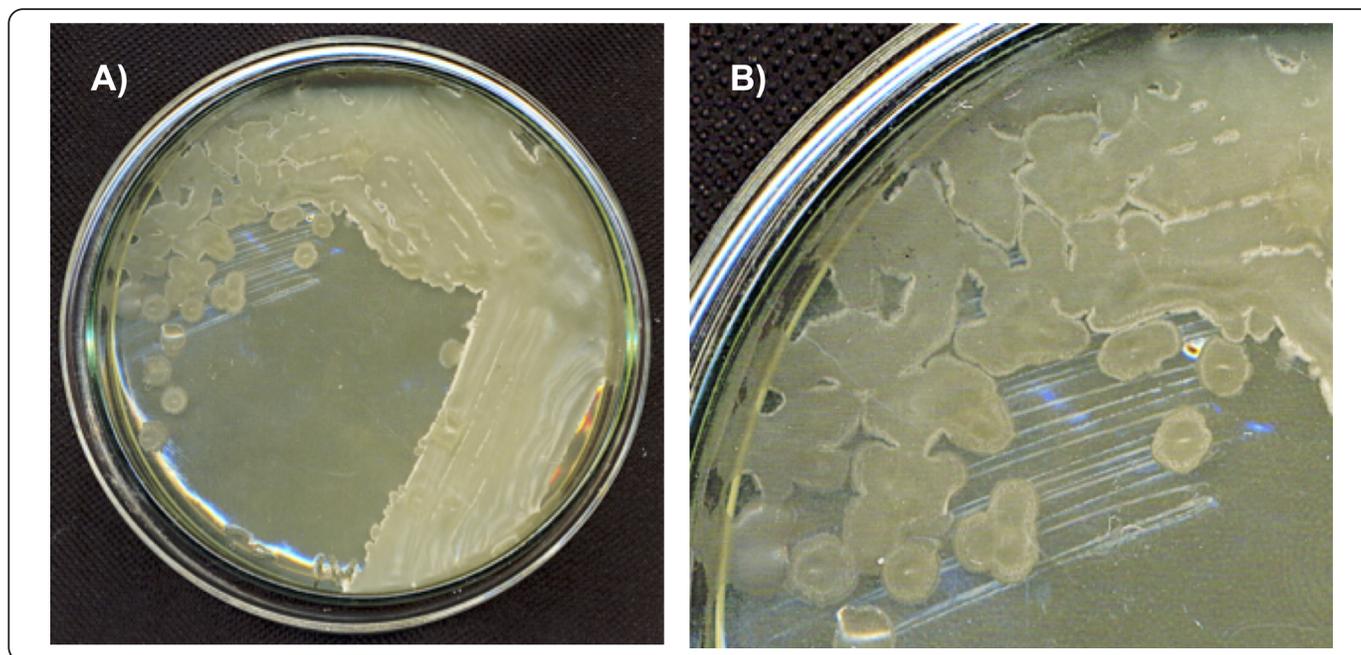


Figura 2. Desarrollo tipo “swarming” de *Bacillus subtilis*. A) Crecimiento en placa con Agar Soja Tripticaseína incubada a 28 °C. B) Acercamiento en donde se observa la confluencia de las colonias después de 48 h de incubación.

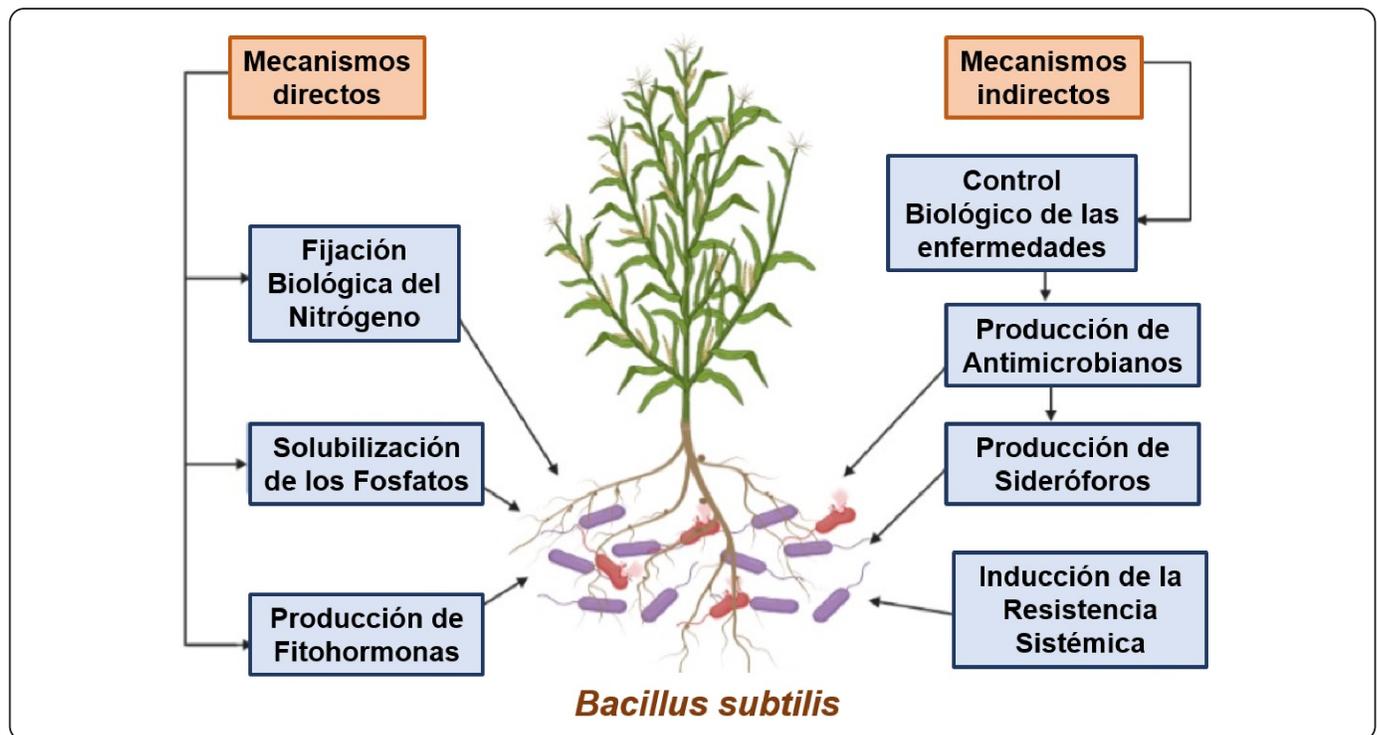


Figura 3. Representación esquemática de los beneficios que aporta *Bacillus subtilis* a las plantas. Esquema original elaborado utilizando el software en línea BioRender.com Figura, creatividad personal.

utilización, así como la de otras PGPRs, ayuda en la nutrición vegetal a través de la fijación biológica del nitrógeno y la solubilización de los fosfatos; además de potenciar el crecimiento por acción de las fitohormonas producidas por estas bacterias (Swarnalakshmi *et al.*, 2020). Su aplicación da como resultado la disminución del uso de fertilizantes químicos y el aumento del crecimiento y productividad de los cultivos (Matiru & Dakora, 2004; Gouda *et al.*, 2018).

Un ejemplo de lo anterior, es la cepa de *B. subtilis* UPMB10, que posee la habilidad para crecer de manera diazotrófica *in vitro*; además de que puede incrementar la captación del nitrógeno en las plantas de maíz después de su inoculación en condiciones de invernadero (Kuan, Othman, Abdul, Rahim & Shamsuddin, 2016). Por otro lado, la cepa Q6 tiene diferentes características que promueven el crecimiento, incluida la capacidad de solubilizar fosfatos. En las plantas de algodón, esta bacteria coloniza, de manera eficiente, las raíces en suelos con alto contenido de sal, además favorece la captación de fósforo (Ahmad *et al.*, 2018). Por otro lado, *B. subtilis* IA6 puede solubilizar fosfatos y mejorar el crecimiento de su hospedero. Los resultados fueron superiores cuando esta cepa se combinó con *Bacillus* sp. IA16 con la capacidad de solubilizar al zinc (Ahmad, Ahmad, Hussain & Jamil, 2021). La mezcla de *B. subtilis* con otras cepas de microorganismos potencia los efectos positivos en las plantas, como en el caso de la triple inoculación del hongo micorrizogeno arbuscular, *Glomus*

*fasciculatum*, con las bacterias *Bradyrhizobium* spp. y *B. subtilis* en plantas de soja, al lograr el aumento en el rendimiento de la materia seca, en la concentración de la clorofila en el follaje y en la captación del nitrógeno y del fósforo (Zaidi & Khan, 2006). La cepa endófito 26D de *B. subtilis* es capaz de secretar ácido indol acético y citoquininas *in vitro*. La presencia de este microorganismo en los tejidos de las plantas de papa, permitió la rápida recuperación de los brotes y de las raíces, posterior al ataque de plagas, lo que se atribuye al mantenimiento de un alto nivel de fitohormonas (Sorokan, Veselova, Benkovskaya & Maksimov, 2021). El tratamiento a las semillas de maíz con *B. subtilis* 160, incrementó la productividad de este cereal hasta en un 25% (Mercado-Flores *et al.*, 2014), probablemente por algunos de los mecanismos antes descritos.

### MECANISMOS INDIRECTOS DE *Bacillus subtilis* QUE FAVORECEN A LAS PLANTAS

Los mecanismos indirectos que utilizan las PGPRs, son aquéllos relacionados con el control biológico de las enfermedades en las plantas, por lo que, al mantener la sanidad de los cultivos, se garantiza el buen desarrollo vegetal y la productividad (Glick, 2020). *B. subtilis* es un importante agente de biocontrol, como se muestra en la Tabla I, debido a su capacidad en la producción de metabolitos secundarios con actividad antimicrobiana, por lo que puede inhibir el desarrollo de los fitopatógenos (Stein, 2005) (Figura 3). Se ha descrito que al menos del 4 al 5% de su información genética, está relacionada con la producción

**Tabla I. Relación del efecto de *Bacillus subtilis* como agente antagónico de hongos fitopatógenos.**

Cepa- <i>Bacillus</i>	Fitopatógeno	Hallazgos	Referencias
<i>B. subtilis</i> YBC y 151B1	<i>Fusarium solani</i>	En las hojas de maracuyá se presentó un efecto preventivo y curativo.	Chen Lee & Huang, 2021.
<i>B. subtilis</i> MF497446	<i>Cephalosporium maydis</i>	La inoculación de la bacteria en las pruebas de invernadero con plantas de maíz disminuyó la incidencia de la enfermedad. En el campo se observó el mismo efecto, que fue potenciado con la co-inoculación de la cepa de <i>Pseudomonas koreensis</i> MG209738.	Ghazy & El-Nahrawy, 2021.
<i>B. subtilis</i> RH5	<i>Rhizoctonia solani</i>	Presentó un fuerte efecto antagónico sobre el fitopatógeno y en pruebas de invernadero con plantas de arroz, promovió el desarrollo vegetal y estimuló los mecanismos de defensa.	Jamali Sharma, Roohi & Srivastava, 2020.
<i>B. subtilis</i> 10-4, 2D	<i>Phytophthora infestans</i> y <i>Fusarium oxysporum</i>	Inhibió el desarrollo de los fitopatógenos en papas post-cosecha. En combinación con el ácido salicílico, aportó una vida útil prolongada y un aspecto fresco del tubérculo.	Lastochkina <i>et al.</i> , 2020.
<i>B. subtilis</i> RSS-1	<i>Phytophthora sojae</i>	Inhibió el crecimiento micelial del fitopatógeno y estimuló la respuesta de defensa en las plantas de soja, promoviendo la lignificación y la producción de las fitoalexinas.	Liu <i>et al.</i> , 2019a.
<i>B. subtilis</i> WXCDD105	<i>Botrytis cinerea</i> y <i>Cladosporium fulvum</i>	Redujo el daño causado por los fitopatógenos en las plantas de tomate. También estimuló la germinación de la semilla y el desarrollo de las plántulas.	Wang <i>et al.</i> , 2018.
<i>B. subtilis</i>	<i>Aspergillus parasiticus</i>	En condiciones <i>in vitro</i> y en granos de pistacho hubo un efecto antifúngico y la reducción en la producción de las aflatoxinas.	Siahmoshteh <i>et al.</i> , 2017.
<i>B. subtilis</i> 160	<i>Sporisorium reilianum</i>	Inhibió el desarrollo de la levadura <i>in vitro</i> . En el campo se redujo el porcentaje de la incidencia de la enfermedad y se incrementó la productividad del maíz.	Mercado-Flores <i>et al.</i> , 2014
<i>B. subtilis</i> 160	<i>Stenocarpella maydis</i> y <i>Stenocarpella macrospora</i>	La cepa fue aislada de la rizósfera del maíz y presentó una capacidad antagónica sobre los fitopatógenos en estudio.	Petatán-Sagahón <i>et al.</i> , 2011.

de estos compuestos, que, de acuerdo a sus características fisicoquímicas, se clasifican en volátiles y no volátiles, estos últimos han sido ampliamente descritos, en ellos se encuentran los lipopéptidos como las surfactinas, las iturinas y las fengicinas; además de los policétidos y los péptidos no ribosomales (Caulier *et al.*, 2019). Dentro de los volátiles, esta bacteria tiene una amplia diversidad, como son: los hidrocarburos, las cetonas, los alcoholes, los aldehídos, los ésteres y los éteres, así como, los compuestos aromáticos, los sulfurados y los nitrogenados entre otros (Lemfack *et al.*, 2018; Kai, 2020).

La producción de sideróforos, también, se considera un mecanismo de biocontrol (Glick, 2020). Estas moléculas son compuestos orgánicos de bajo peso molecular que pueden ser quelantes del hierro, un elemento indispensable para el desarrollo de los organismos, por lo que, cuando estas sustancias son producidas por las rizobacterias, se suprime el desarrollo de los fitopatógenos; por ejemplo, la cepa de *B. subtilis* MF497446 inhibe el crecimiento de *Cephalosporium maydis*, agente

causal de la marchitez tardía del maíz, por la producción de sideróforos (Ghazy & El-Nahrawy, 2021). La síntesis de estas moléculas se encuentra asociada a la formación de la biopelícula, eventos necesarios para la adquisición del hierro utilizado en el crecimiento normal del microorganismo (Rizzi, Roy, Bellenger & Beauregard, 2019).

Por otro lado, las plantas tienen mecanismos de defensa que se activan ante el ataque de los fitopatógenos, este proceso se conoce como Respuesta Sistémica Inducible (RSI) y es activada por elementos conocidos como elicitores, que pueden ser moléculas o componentes de los agentes causantes de la enfermedad, además de algunas rizobacterias (Glick, 2020). Diferentes cepas de *B. subtilis*, han demostrado su capacidad para desencadenar la respuesta sistémica; por ejemplo, la cepa SL18r ayuda a disminuir los daños foliares en plantas de tomate ocasionados por *Botrytis cinerea*, esto es porque la bacteria activa la expresión de un RNA no codificante largo asociado estrechamente con la activación de las vías de defensa (Zhou,

Zhu, Qian, Guo & Yan, 2021). Por otro lado *B. subtilis* HN09 induce a la RSI por acción del compuesto 3,4-dihidroxi-3-metil-2-pentanona, un metabolito que actúa como elicitador (Liu *et al.*, 2019b). Otro estudio realizado en plantas de tomate demostró la inducción de los mecanismos de defensa con la inoculación de la cepa MBI600 de *B. subtilis*, contribuyendo al control de diferentes patógenos del suelo (Samaras, Roumeliotis, Ntasiou & Karaoglanidis, 2021). Un hallazgo importante, es que las surfactinas y las fenguicinas producidas por *B. subtilis* 168, también, pueden ser elicitores, aportando un efecto protector en plantas de frijol y tomate (Ongena *et al.*, 2007). Las cepas AUBS1 y SW1 promueven la RSI en plantas de arroz y tabaco, respectivamente, a esta última, la protege del virus del mosaico (Jayaraj *et al.*, 2004; Lian, Xie, Zheng & Lin, 2011). Las cepas de *B. subtilis* Sb4-23, Mc5-Re2, y Mc2-Re2, además de presentar efecto antifúngico, inducen a las plantas de tomate a la resistencia sistémica y las resguarda del nematodo *Meloidogyne incognita* (Adam, Heuer & Hallmann, 2014).

Aunque se han aislado y usado un gran número de cepas de *B. subtilis*, es importante estudiar a detalle los determinantes genéticos y la expresión de los mismos, para dilucidar los mecanismos, ya sean directos o indirectos que facilitan la asociación de la bacteria con la planta. Finalmente, las cepas que tengan varias cualidades en cuanto a los beneficios que otorgan a los cultivos, serán las idóneas para aplicarlas. Sin duda, a esta bacteria se le conoce como un potente biofungicida. La

elaboración de productos a base de este microorganismo, debe considerar la formulación de la bacteria en combinación con los metabolitos secundarios que produce, para aportar mayor efectividad en cuanto al biocontrol.

#### CARACTERÍSTICAS GENERALES DE *Trichoderma* SPP.

El género *Trichoderma* es conocido por su contribución a la agricultura sostenible, sus características ayudan a mejorar el desarrollo de una amplia variedad de cultivos y árboles frutales por ser un habitante común de la rizósfera (Figura 4) (Jangir, Pathak & Sharma, 2017). Es un hongo aerobio que se aísla a partir de suelos ricos en materia orgánica, con valores de pH ácidos y neutros. Hoy en día, se han descrito más de 200 especies y alrededor del 10% han sido aprovechadas como agentes de control biológico de enfermedades de importancia agrícola. Los factores clave que contribuyen a su efectividad son su rápido crecimiento, su capacidad de colonización y la producción de metabolitos con actividad antimicrobiana (Sood *et al.*, 2020). Su clasificación taxonómica es la siguiente: phylum: Ascomycota, clado: Saccharomyceta, subphylum: Pezizomycotina, clado: leotiomyceta, clado: Sordariomyceta, clase: Sordariomycetes, subclase: Hypocreomycetidae, orden: Hypocreales, familia: Hypocreaceae, género: *Trichoderma* (Schoch *et al.*, 2020).

Su reproducción es asexual (anamorfo: *Trichoderma*) y sexual (teleomorfo: *Hypocrea*). Produce tres tipos de propágulos: las hifas, los conidios y las clamidosporas; estas últimas son estructuras

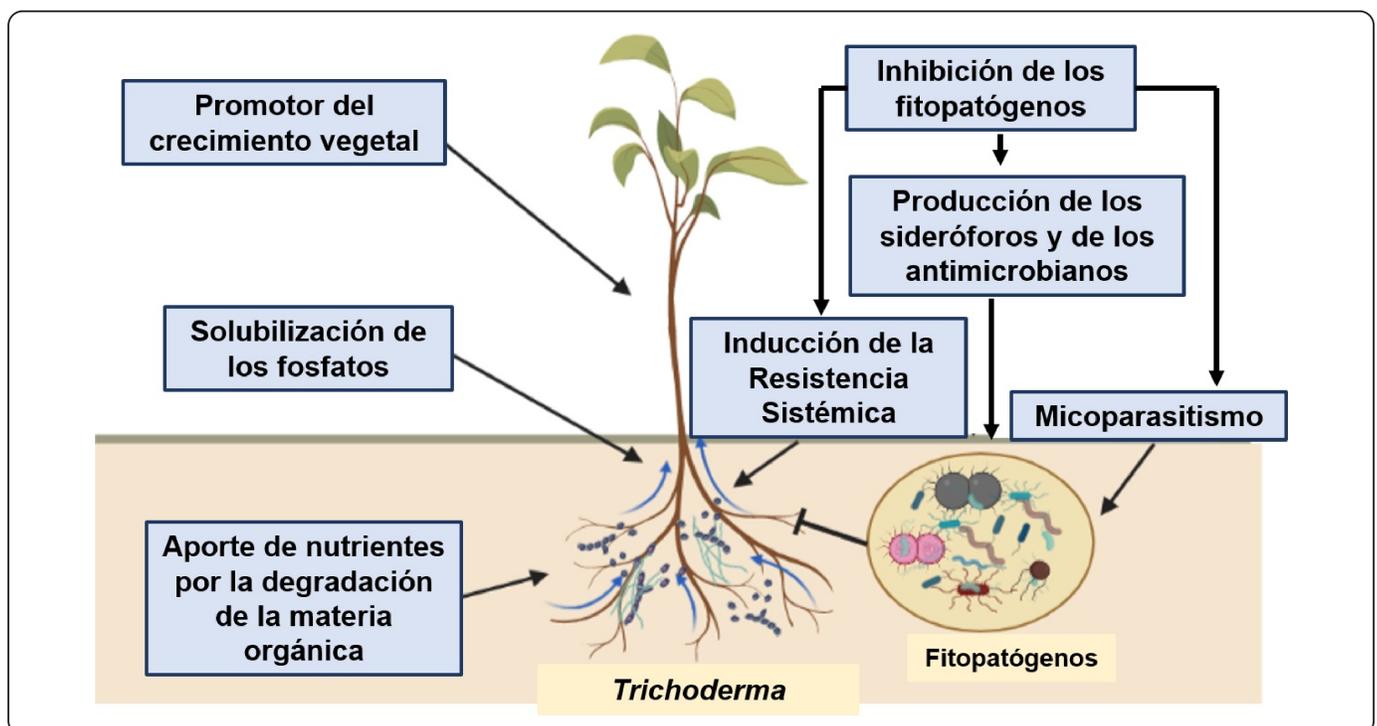


Figura 4. Representación esquemática de los beneficios que aporta *Trichoderma* a las plantas. Esquema original elaborado utilizando el software en línea BioRender.com Figura, creatividad personal.

globosas con pared rugosa y más gruesa que la de los conidios con capacidad de resistencia a las condiciones ambientales desfavorables. En cuanto a la morfología microscópica de los conidióforos en este ascomiceto son muy ramificados, con hifas tabicadas que poseen más de un núcleo; los conidios son ovoides uninucleados, con pared normalmente lisa, según la especie se presentan en diferentes colores, los más comunes en la gama de verde. La mayoría de las colonias son aterciopeladas dispuestas en círculos concéntricos con diferentes tonalidades, determinadas por el color de las esporas (Martínez *et al.*, 2013).

### **MECANISMOS DE *Trichoderma* COMO PROMOTOR DEL CRECIMIENTO VEGETAL**

Las especies del género *Trichoderma* mejoran el crecimiento de las plantas, favoreciendo el desarrollo de la raíz, la captación de nutrientes y la resistencia al estrés abiótico, con lo cual se mejora su productividad en el campo (Figura 4) (Hermosa *et al.*, 2011; Alfiky & Weisskopf, 2021). Estos efectos son por su capacidad para producir las fitohormonas conocidas como auxinas y citoquininas; además de que puede provocar la solubilidad y, por lo tanto, el aumento en la disponibilidad de nutrientes y micronutrientes entre ellos los fosfatos, el hierro, el manganeso y el magnesio (Guzmán-Guzmán, Porrás-Troncoso, Olmedo-Monfil & Herrera-Estrella, 2019). También aumenta el verdor de las plantas por la formación de sustancias como el ácido indol acético, el ácido antranílico y el ácido giberélico lo que da lugar a mayores tasas en la fotosíntesis (Kashyap, Rai, Srivastava & Kumar, 2017; Mpanga *et al.*, 2019; Bononi, Chiaramonte, Pansa, Moitinho & Melo, 2020; Alfiky & Weisskopf, 2021). Aunado a lo anterior, las enzimas hidrolíticas que produce contribuyen a la degradación de la materia orgánica del medio, por lo que se obtienen sustancias de más fácil asimilación para las plantas mejorando su estado nutricional (Morán-Diez *et al.*, 2021). La biodiversidad de este ascomiceto en los campos agrícolas, varía de acuerdo al cultivo, la región y la temporada de siembra, por lo que su efecto es el resultado del trabajo en conjunto de varias especies (Jiang *et al.*, 2016).

La aceptación de *Trichoderma* como un bioproducto agrícola ha aumentado por los beneficios que aporta y su uso es ya una alternativa eficaz en sustitución de los agroquímicos, lo que contribuye desde el punto de vista ecológico al incremento de la productividad agrícola.

### **MECANISMOS DE *Trichoderma* PARA EL CONTROL DE LAS ENFERMEDADES EN LAS PLANTAS**

El género *Trichoderma* es ampliamente conocido como un agente de control biológico de las enfermedades en las plantas (Tabla II). Su capacidad obedece a diferentes mecanismos entre los que destaca su habilidad para inducir la resistencia sistémica (Ramírez-Valdespino, Casas-Flores & Olmedo-Monfil, 2019; Martínez-Canto, Cristóbal-Alejo, Tun-Suárez & Reyes-Ramírez, 2021). En este proceso, diversas sustancias son liberadas por el microorganismo en la zona de la rizósfera; algunas de ellas son

proteínas con actividad enzimática, que inducen a respuestas locales y a la necrosis, otras son los productos de los genes de virulencia que actúan como activadores de los mecanismos de defensa en las plantas (Kashyap *et al.*, 2017; Sood *et al.*, 2020), es el caso de las proteínas que pertenecen a las cero-plataninas, pues además de tener un papel clave durante la interacción planta-microorganismo, inducen a la respuesta sistémica en el hospedero (Baccelli, 2015). La degradación de los polisacáridos por acción de las enzimas como las xilanasas, producidas por el ascomiceto, genera oligosacáridos y compuestos de bajo peso molecular que, también, funcionan como elicitores (Hernández-Melchor, Ferrera-Cerrato & Alarcón, 2019). Además, este hongo puede inhibir el desarrollo de los fitopatógenos al evitar el acceso al hierro por la producción de sideróforos (Sood *et al.*, 2020).

Otra de las características que distinguen a las cepas de *Trichoderma* utilizadas en la agricultura, es que son altamente competitivas ante un mismo requerimiento tanto de nutrientes como de espacio (Hernández-Melchor *et al.*, 2019), lo que favorece su prevalencia en el agroecosistema, al desplazar poblaciones microbianas que no son benéficas para las plantas. Este género ha sido descrito como un micoparásito eficaz (Garrido & Vilela, 2019). Se han reportado, al menos, 75 especies con la capacidad, de atacar y lisar a los hongos patógenos de las plantas, al aplicar diferentes interacciones hifales como: el enrollamiento, la penetración, la vacuolización, la granulación, la coagulación, la desintegración y la lisis (Guzmán-Guzmán *et al.*, 2019; Sood *et al.*, 2020). Durante este proceso, existen 4 etapas: el crecimiento quimiotrófico, en el que el hongo detecta a distancia a sus posibles hospedantes; en el reconocimiento, se considera que existe una alta especificidad del antagonista por su sustrato; la adhesión y el enrollamiento, ocurren por la asociación de un azúcar de la pared del antagonista con una lectina presente en la pared del patógeno; y por último la actividad lítica, producción de enzimas extracelulares, fundamentalmente quitinasas, glucanasas y proteasas, que degradan la pared celular del patógeno y posibilita la penetración de las hifas en el hospedero del que se alimenta (Silva *et al.*, 2019).

Un mecanismo más del género *Trichoderma* con el que inhibe el desarrollo de los fitopatógenos, es la producción de antimicrobianos (Mesa-Vanegas, Marin & Calle-Osorno, 2019), generalmente, antifúngicos y algunos nematocidas, volátiles y no volátiles (Li, Islam & Kang, 2019b; Khan, Najeeb, Hussain, Xie & Li, 2020). Actualmente, se han aislado y caracterizado cientos de metabolitos producidos por este hongo, dentro de los que se encuentran los peptaiboles, los terpenos, las dicetopiperazinas, los esteroides, las amidas, las lactonas, los policétidos, los péptidos, las piridinas y las ciclopentenonas; así como, los derivados de la piranona y del ácido tetrónico (Li, Li & Zhang, 2019a; Li *et al.*, 2019b).

La efectividad de *Trichoderma* ha sido probada ampliamente; sin embargo, existe muy poca información documentada que

Tabla II. Relación del efecto de diferentes cepas de *Trichoderma* como agente antagónico de los hongos fitopatógenos.

Cepa- <i>Trichoderma</i>	Fitopatógeno	Hallazgos	Referencias
<i>Trichoderma asperellum</i> , <i>Trichoderma erinaceum</i> , <i>Trichoderma ghanense</i> y <i>Trichoderma harzianum</i>	<i>Fusarium oxysporum</i> y <i>Corynespora cassiicola</i>	Se aislaron e identificaron las cepas de <i>Trichoderma</i> , que inhibieron el desarrollo de los fitopatógenos en estudio, con diferentes grados de efectividad.	Martínez-Canto, 2021
<i>Trichoderma atrobrunneum</i> ITEM908	<i>Fusarium graminearum</i>	Se utilizó un formulado comercial de <i>Trichoderma</i> para el tratamiento de los residuos del maíz infectado con el fitopatógeno.	Gimeno et al., 2020.
<i>Trichoderma gamsii</i> , <i>Trichoderma afroharzianum</i> y <i>T. harzianum</i>	<i>Fusarium pseudograminearum</i>	Utilizando métodos moleculares se demostró la prevalencia de las cepas de <i>Trichoderma</i> para el tratamiento de la pudrición de la raíz en las plantas del cacahuete.	Stummer Zhang, Zhang, Warren & Harvey, 2020.
<i>T. harzianum</i>	<i>F. oxysporum</i>	La inoculación de la cepa de <i>Trichoderma</i> con <i>Glomus</i> spp., no mostró un efecto sinérgico en la protección contra el fitopatógeno de las plantas de plátano; sin embargo, sí se observaron resultados positivos en el control del marchitamiento del banano filipino.	Castillo Puig & Cumagun, 2019.
<i>T. asperellum</i>	<i>F. oxysporum</i> y <i>Fusarium solani</i>	La cepa de <i>Trichoderma</i> evaluada, inhibió el desarrollo de los fitopatógenos aislados, a partir de las plantas de melón chino con síntomas de marchitez y necrosis en las raíces y el tallo.	Espinoza-Ahumada et al., 2019.
<i>T. asperellum</i>	<i>F. oxysporum</i> y <i>Botrytis cinerea</i>	Se observó un efecto protector de la cepa de <i>Trichoderma</i> contra los patógenos en estudio, en las plantas del tomate, por disminución en los niveles de especies reactivas de oxígeno generadas durante el proceso de infección.	Herrera-Téllez et al., 2019.
<i>T. harzianum</i>	<i>F. oxysporum</i>	La cepa utilizada logró inhibir el desarrollo del fitopatógeno por la producción de peptaiboles.	Palyzová, Svobodová, Sokolová, Novák & Novotný, 2019.
<i>Trichoderma</i> spp.	<i>F. oxysporum</i>	Se aislaron 7 cepas de <i>Trichoderma</i> , las cuales disminuyeron la severidad del marchitamiento del tomate en las plantas producidas en invernadero.	Sallam Eraky & Sallam, 2019.
<i>T. harzianum</i> CCTCC-RW0024	<i>F. graminearum</i>	La inoculación en plantas de maíz disminuyó la severidad del daño en la raíz, además de tener influencia positiva en la comunidad microbiana de la rizósfera.	Saravanakumar et al., 2017.
<i>T. asperellum</i>	<i>F. graminearum</i>	La inoculación de diferentes cepas de la misma especie, redujeron la severidad de la pudrición en el tallo de las plantas del maíz.	Li, Sun, Yu, Saravanakumar & Che, 2016.

aporte una evidencia del efecto de la combinación de las cepas de este hongo con otros microorganismos promotores del desarrollo vegetal o de los agentes de biocontrol. En el mercado se encuentran disponibles productos que ofertan la mezcla de este ascomiceto con otros grupos microbianos; sin embargo, la interacción entre los componentes biológicos de los formulados debe de ser evaluada antes de su aplicación.

### CONCLUSIONES

El aislamiento, selección y caracterización de las cepas microbianas a partir de la rizósfera, continúa siendo un tema de interés, debido a los beneficios que estos organismos otorgan a las plantas; sin embargo, estas actividades deben estar fundamentadas en los problemas que, actualmente, enfrenta la agricultura.

El cambio climático ha venido a establecer nuevos retos que es necesario abordar desde un punto de vista sostenible, por lo que los microorganismos que constituyen los bioproductos agrícolas son herramientas eficaces que, además de contribuir al desarrollo vegetal, se busca que tengan habilidades para proliferar en los ambientes agrícolas de hoy en día y ser eficientes en corto y a largo plazo tomando en cuenta los posibles efectos del cambio climático. En este sentido, la diversidad de las comunidades microbianas asociadas a la rizósfera, tienen un papel importante por lo que su estudio y conservación es fundamental para el desarrollo de una agricultura regenerativa.

La bacteria *B. subtilis* y diferentes especies del hongo *Trichoderma*, son habitantes habituales de la rizósfera con una establecida y estrecha relación positiva con las plantas. Sus capacidades, en cuanto a la promoción del crecimiento vegetal y el control de los fitopatógenos, hacen de estos microorganismos, importantes recursos biológicos para la agricultura, como una alternativa ecológica para reemplazar a los compuestos químicos altamente contaminantes. El conocimiento, cada vez más detallado de estos organismos, contribuirá al desarrollo de bioproductos más efectivos para el incremento de la producción agrícola y abastecer la creciente demanda de alimentos de manera sostenible.

#### AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecemos al CONACYT por la beca otorgada a Yared González León.

#### REFERENCIAS

Adam, M., Heuer, H. & Hallmann, J. (2014). Bacterial antagonists of fungal pathogens also control root-knot nematodes by induced systemic resistance of tomato plants. *PLoS one*, **9**, e90402. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0090402>

Ahmad, M., Ahmad, I., Hilger, T. H., Nadeem, S. M., Akhtar, M. F., Jamil, M., Hussain, A. Z. A. & Zahir, M. (2018). Preliminary study on phosphate solubilizing *Bacillus subtilis* strain Q3 and *Paenibacillus* sp. strain Q6 for improving cotton growth under alkaline conditions. *PeerJ*, **6**, e5122. <http://doi.org/100.7717/peerj.5122>

Ahmad, I., Ahmad, M., Hussain, A. & Jamil, M. (2021). Integrated use of phosphate-solubilizing *Bacillus subtilis* strain IA6 and zinc-solubilizing *Bacillus* sp. strain IA16: a promising approach for improving cotton growth. *Folia Microbiológica*, **66**, 115–125. <http://doi.org/10.1007/s12223-020-00831-3>

Alcaraz, L. D., Moreno-Hagelsieb, G., Eguiarte, L. E., Souza, V., Herrera-Estrella, L. & Olmedo, G. (2010). Understanding the evolutionary relationships and major traits of *Bacillus* through comparative genomics. *BMC Genomics*, **11**, 332. <http://doi.org/10.1186/1471-2164-11-332>

Alfiky, A. & Weisskopf, L. (2021). Deciphering *Trichoderma*-plant-pathogen interactions for better development of

biocontrol applications. *Journal of Fungi*, **7**, 61. <http://doi.org/10.3390/jof7010061>

Baccelli, I. (2015). Cerato-platanin family proteins: one function for multiple biological roles?. *Frontiers in Plant Science*, **5**, 769. <http://doi.org/10.3389/fpls.2014.00769>

Beauregard, P. B., Chai, Y., Vlamakis, H., Losick, R. & Kolter, R. (2013). *Bacillus subtilis* biofilm induction by plant polysaccharides. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **110**, 1621–1630. <http://doi.org/10.1073/pnas.1218984110>

Bononi, L., Chiaramonte, J. B., Pansa, C. C., Moitinho, M. A. & Melo, I. S. (2020). Phosphorus-solubilizing *Trichoderma* spp. from Amazon soils improve soybean plant growth. *Scientific Reports*, **10**, 2858. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-59793-8>

Boonstra, M., de Jong, I. G., Scholefield, G., Murray, H., Kuipers, O. P. & Veening, J. W. (2013). *Spo0A* regulates chromosome copy number during sporulation by directly binding to the origin of replication in *Bacillus subtilis*. *Molecular Microbiology*, **87**, 925–938. <http://doi.org/10.1111/mmi.12141>

Calvio, C., Celandroni, F., Ghelardi, E., Amati, G., Salvetti, S., Cecilian, F., Galizzi, A. & Senesi, S. (2005). Swarming differentiation and swimming motility in *Bacillus subtilis* are controlled by *swrA*, a newly identified dicistronic operon. *Journal of Bacteriology*, **187**, 5356–5366. <http://doi.org/10.1128/JB.187.15.5356-5366.2005>

Camp, A. H. & Losick, R. (2009). A feeding tube model for activation of a cell-specific transcription factor during sporulation in *Bacillus subtilis*. *Genes and Development*, **23**, 1014–1024. <http://doi.org/10.1101/gad.1781709>

Castillo, A. G., Puig, C. G. & Cumagun, C. (2019). Non-synergistic effect of *Trichoderma harzianum* and *Glomus* spp. in reducing infection of *Fusarium* wilt in banana. *Pathogens*, **8**, 43. <http://doi.org/10.3390/pathogens8020043>

Caulier, S., Nannan, C., Gillis, A., Licciardi, F., Bragard, C. & Mahillon, J. (2019). Overview of the antimicrobial compounds produced by members of the *Bacillus subtilis* group. *Frontiers in Microbiology*, **10**, 302. <http://doi.org/10.3389/fmicb.2019.00302>

Chen, H., Wang, L., Su, C. X., Gong, G. H., Wang, P. & Yu, Z. L. (2008). Isolation and characterization of lipopeptide antibiotics produced by *Bacillus subtilis*. *Letters in Applied Microbiology*, **47**, 180–186. <http://doi.org/10.1111/j.1472-765X.2008.02412.x>

Chen, Y. H., Lee, P. C. & Huang, T. P. (2021). Biological control of collar rot on passion fruits via induction of apoptosis in the collar rot pathogen by *Bacillus subtilis*. *Phytopathology*, **111**, 627–638. <http://doi.org/10.1094/PHYTO-02-20-0044-R>

Chirinos, J., Leal, A. & Montilla, J. (2006). Uso de insumos biológicos como alternativa para la agricultura sostenible en la zona sur del Estado Anzoátegui. *Revista Digital Ceniap*, **11**, 1–7.

- Cunningham, K. A. & Burkholder, W. F. (2009). The histidine kinase inhibitor Sda binds near the site of autophosphorylation and may sterically hinder autophosphorylation and phosphotransfer to Spo0F. *Molecular Microbiology*, **71**, 659–677. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2958.2008.06554.x>
- Earl, A. M., Losick, R. & Kolter, R. (2008). Ecology and genomics of *Bacillus subtilis*. *Trends in Microbiology*, **16**, 269c275. <http://doi.org/10.1016/j.tim.2008.03.004>
- Errington, J. & Wu, L. J. (2017). Cell Cycle Machinery in *Bacillus subtilis*. *Sub-cellular Biochemistry*, **84**, 67–101. [http://doi.org/10.1007/978-3-319-53047-5\\_3](http://doi.org/10.1007/978-3-319-53047-5_3)
- Espinoza-Ahumada, C. A., Gallegos-Morales, G., Hernández-Castillo, F. D., Ochoa-Fuentes, Y. M., Cepeda-Siller, M. & Castillo-Reyes, F. (2019). Antagonistas microbianos a *Fusarium* spp., como agente causal de pudrición de raíces y tallo en melón. *Ecosistemas y Recursos Agropecuarios*, **6**, 45–55. <http://doi.org/10.19136/era.a6n16.1843>
- Fiche, J. B., Cattoni, D. I., Diekmann, N., Langerak, J. M., Clerte, C., Royer, C. A., Margeat, E., Doan, T. & Nöllmann, M. (2013). Recruitment, assembly, and molecular architecture of the SpoIIIE DNA pump revealed by superresolution microscopy. *PLoS Biology*, **11**, e1001557. <http://doi.org/10.1371/journal.pbio.1001557>
- Garrido, R. M. & Vilela, S. N. (2019). Capacidad antagónica de *Trichoderma harzianum* frente a *Rhizoctonia*, *Nakatea sigmoidea* y *Sclerotium rolfsii* y su efecto en cepas nativas de *Trichoderma* aisladas de cultivos de arroz. *Scientia Agropecuaria*, **10**, 199–206. <http://doi.org/10.17268/sci.agropecu.2019.02.05>
- Ghazy, N. & El-Nahrawy, S. (2021). Siderophore production by *Bacillus subtilis* MF497446 and *Pseudomonas koreensis* MG209738 and their efficacy in controlling *Cephalosporium maydis* in maize plant. *Archives of Microbiology*, **203**, 1195–1209. <http://doi.org/10.1007/s00203-020-02113-5>
- Gimeno, A., Kägi, A., Drakopoulos, D., Bänziger, I., Lehmann, E., Forrer, H. R., Keller, B. & Vogelgsang, S. (2020). From laboratory to the field: biological control of *Fusarium graminearum* on infected maize crop residues. *Journal of Applied Microbiology*, **129**, 680–694. <http://doi.org/10.1111/jam.14634>
- Glekas, G. D., Mulhern, B. J., Kroc, A., Duelfer, K. A., Lei, V., Rao, C. V. & Ordal, G. W. (2012). The *Bacillus subtilis* chemoreceptor McpC senses multiple ligands using two discrete mechanisms. *The Journal of Biological Chemistry*, **287**, 39412–39418. <http://doi.org/10.1074/jbc.M112.413518>
- Glick, B. R. (2020). *Beneficial plant-bacterial interactions*. Switzerland: Springer Nature Press. <http://doi.org/10.1007/978-3-030-44368-9>
- González-León, Y., Anducho-Reyes, M. A., Cartagena-Luna, A. & Mercado-Flores, Y. (2020). Capítulo 10. Agricultura sostenible: herramienta para la soberanía alimentaria. En: Marroquín, J. A., Olivares-Ramírez, J. M., Cruz-Carpio, L. E. & Bautista-Jiménez, A. (Eds). *Mujeres en la Ciencia, Handbooks T-VIII*. (pp. 142-152). México: ECORFAN-Mexico, S. C. <http://doi.org/10.35429/H.2020.8.142.153>
- Gouda, S., Kerry, R. G., Das, G., Paramithiotis, S., Shin, H. S. & Patra, J. K. (2018). Revitalization of plant growth promoting rhizobacteria for sustainable development in agriculture. *Microbiological Research*, **206**, 131–140. <http://doi.org/10.1016/j.micres.2017.08.016>
- Guzmán-Guzmán, P., Porrás-Troncoso, M. D., Olmedo-Monfil, V. & Herrera-Estrella, A. (2019). *Trichoderma* species: versatile plant symbionts. *Phytopathology*, **109**, 6–16. <http://doi.org/10.1094/PHYTO-07-18-0218-RVW>
- Hashem, A., Tabassum, B. & Fathi Abd Allah, E. (2019). *Bacillus subtilis*: A plant-growth promoting rhizobacterium that also impacts biotic stress. *Saudi Journal of Biological Sciences*, **26**, 1291–1297. <http://doi.org/10.1016/j.sjbs.2019.05.004>
- Hermosa, R., Botella, L., Keck, E., Jiménez, J. A., Montero-Barrientos, M., Arbona, V., Gómez-Cadenas, A., Monte, E. & Nicolás, C. (2011). The overexpression in *Arabidopsis thaliana* of a *Trichoderma harzianum* gene that modulates glucosidase activity and enhances tolerance to salt and osmotic stresses. *Journal of Plant Physiology*, **168**, 1295–1302. <http://doi.org/10.1016/j.jplph.2011.01.027>
- Hernández-Melchor, D. J., Ferrera-Cerrato, R. & Alarcón, A. (2019). *Trichoderma*: agricultural and biotechnological importance, and fermentation systems for producing biomass and enzymes of industrial interest. *Chilean Journal of Agricultural y Animal Sciences*, **35**, 98–112. <http://doi.org/10.4067/S0719-38902019005000205>
- Herrera-Téllez, V. I., Cruz-Olmedo, A. K., Plasencia, J., Gavilanes-Ruiz, M., Arce-Cervantes, O., Hernández-León, S. & Saucedo-García, M. (2019). The protective effect of *Trichoderma asperellum* on tomato plants against *Fusarium oxysporum* and *Botrytis cinerea* diseases involves inhibition of reactive oxygen species production. *International Journal of Molecular Sciences*, **20**, 2007. <http://doi.org/10.3390/ijms20082007>
- Jamali, H., Sharma, A., Roohi, & Srivastava, A. K. (2020). Biocontrol potential of *Bacillus subtilis* RH5 against sheath blight of rice caused by *Rhizoctonia solani*. *Journal of Basic Microbiology*, **60**, 268–280. <http://doi.org/10.1002/jobm.201900347>
- Jangir, M., Pathak, R. & Sharma, S. (2017). *Trichoderma* and its potential applications. En: Singh, D., Singh, H. & Prabha, R. (Eds). *Plant-Microbe Interactions. Perspectives of Agroecological*. (pp: 323–339) Singapore: Springer. [http://doi.org/10.1007/978-981-10-6593-4\\_13](http://doi.org/10.1007/978-981-10-6593-4_13)
- Jayaraj, J., Yi, H. & Liang, G. H. (2004). Foliar application of *Bacillus subtilis* AUBS1 reduces sheath blight and triggers defense mechanisms in rice. *Journal of Plant Diseases and Protection*, **111**, 115–125. <http://doi.org/10.1007/BF03356138>
- Jiang, Y., Wang, J. L., Chen, J., Mao, L. J., Feng, X. X., Zhang, C. L. & Lin, F. C. (2016). *Trichoderma* biodiversity of agricultural fields in east China reveals a gradient

- distribution of species. *PloS One*, **11**, e160613. <http://doi.org/10.1371/journal.pone.0160613>
- Kai, M. (2020). Diversity and distribution of volatile secondary metabolites throughout *Bacillus subtilis* isolates. *Frontiers in Microbiology*, **11**, 559. <http://doi.org/10.3389/fmicb.2020.00559>
- Kashyap, P. L., Rai, P., Srivastava, A. K. & Kumar, S. (2017). *Trichoderma* for climate resilient agriculture. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, **33**, 155. <http://doi.org/10.1007/s11274-017-2319-1>
- Kearns, D. B. (2010). A field guide to bacterial swarming motility. *Nature Reviews Microbiology*, **8**, 634–644. <http://doi.org/10.1038/nrmicro2405>
- Kearns, D. B. & Losick, R. (2003). Swarming motility in undomesticated *Bacillus subtilis*. *Molecular Microbiology*, **49**, 581–590. <http://doi.org/10.1046/j.1365-2958.2003.03584.x>
- Khan, R., Najeeb, S., Hussain, S., Xie, B. & Li, Y. (2020). Bioactive secondary metabolites from *Trichoderma* spp. against phytopathogenic fungi. *Microorganisms*, **8**, 817. <http://doi.org/10.3390/microorganisms8060817>
- Kovács, A. T. & Dragoš, A. (2019). Evolved biofilm: review on the experimental evolution studies of *Bacillus subtilis* pellicles. *Journal of Molecular Biology*, **431**, 4749–4759. <http://doi.org/10.1016/j.jmb.2019.02.005>
- Kuan, K. B., Othman, R., Abdul, Rahim, K. & Shamsuddin, Z. H. (2016). Plant growth-promoting rhizobacteria inoculation to enhance vegetative growth, nitrogen fixation and nitrogen remobilisation of maize under greenhouse conditions. *PloS One*, **11**, e0152478. <http://doi.org/10.1371/journal.pone.0152478>
- Lastochkina, O., Baymiev, A., Shayahmetova, A., Garshina, D., Koryakov, I., Shpirnaya, I., Pusenkova, L., Mardanshin, I., Kasnak, C. & Palamutoglu, R. (2020). Effects of endophytic *Bacillus subtilis* and salicylic acid on postharvest diseases (*Phytophthora infestans*, *Fusarium oxysporum*) development in stored potato tubers. *Plants*, **9**, 76. <http://doi.org/10.3390/plants9010076>
- Lemfack, M. C., Gohlke, B. O., Toguem, S., Preissner, S., Piechulla, B. & Preissner, R. (2018). mVOC2.0: a database of microbial volatiles. *Nucleic Acids Research*, **46**, 1261–1265. <http://doi.org/10.1093/nar/gkx1016>
- Li, M. F., Li, G. H. & Zhang, K. Q. (2019a). Non-volatile metabolites from *Trichoderma* spp. *Metabolites*, **9**, 58. <http://doi.org/10.3390/metabo9030058>
- Li, N., Islam, M. T. & Kang, S. (2019b). Secreted metabolite-mediated interactions between rhizosphere bacteria and *Trichoderma* biocontrol agents. *PloS One*, **14**, 227–228. <http://doi.org/10.1371/journal.pone.0227228>
- Li, Y., Sun, R., Yu, J., Saravanakumar, K. & Che, J. (2016). Antagonistic and biocontrol potential of *Trichoderma asperellum* ZJSX5003 against the maize stalk rot pathogen *Fusarium graminearum*. *Indian Journal of Microbiology*, **56**, 318–327. <http://doi.org/10.1007/s12088-016-0581-9>
- Lian, L., Xie, L., Zheng, L. & Lin, Q. (2011). Induction of systemic resistance in tobacco against Tobacco Mosaic Virus by *Bacillus* spp. *Biocontrol Science and Technology*, **21**, 281–292. <http://doi.org/10.1080/09583157.2010.543667>
- Liu, D., Li, K., Hu, J., Wang, W., Liu, X. & Gao, Z. (2019a). Biocontrol and action mechanism of *Bacillus amyloliquefaciens* and *Bacillus subtilis* in soybean *Phytophthora Blight*. *International Journal of Molecular Sciences*, **20**, 2908. <https://doi.org/10.3390/ijms20122908>
- Liu, N., Luo, X., Tian, Y., Lai, D., Zhang, L., Lin, F. & Xu, H. (2019b). The stereoisomeric *Bacillus subtilis* HN09 metabolite 3,4-dihydroxy-3-methyl-2-pentanone induces disease resistance in *Arabidopsis* via different signaling pathways. *BMC Plant Biology*, **19**, 384. <http://doi.org/10.1186/s12870-019-1985-6>
- Liu, W. T., Yang, Y. L., Xu, Y., Lamsa, A., Haste, N. M., Yang, J. Y., Ng, J., González, D., Ellermeier, C. D., Straight, P. H., Pevzner, P. A., Pogliano, J., Nizet, V., Pogliano, K. & Dorrestein, P. C. (2010). Imaging mass spectrometry of intraspecies metabolic exchange revealed the cannibalistic factors of *Bacillus subtilis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **107**, 16286–16290. <http://doi.org/10.1073/pnas.1008368107>
- Lugtenberg, B. & Kamilova, F. (2009). Plant-growth-promoting rhizobacteria. *Annual Review of Microbiology*, **63**, 541–556. <http://doi.org/10.1146/annurev.micro.62.081307.162918>
- Martínez, B., Infante, D. & Reyes, Y. (2013). *Trichoderma* spp. y su función en el control de plagas en los cultivos. *Revista de Protección Vegetal*, **28**, 1–11.
- Martínez-Canto, O. J., Cristóbal-Alejo, J., Tun-Suárez, J. M. & Reyes-Ramírez, A. (2021). Detección de genes *Epl1* y *Sm1* en *Trichoderma* spp. antagonistas contra hongos fitopatógenos. *Ecosistemas y Recursos Agropecuarios*, **8**, e2791. <http://doi.org/10.19136/era.a8n2.2791>
- Matiru, V. N. & Dakora, F. D. (2004). Potential use of rhizobial bacteria as promoters of plant growth for increased yield in landraces of African cereal crops. *African Journal of Biotechnology*, **3**, 1–7. <http://doi.org/10.5897/AJB2004.000-2002>
- McArthur, J. W. & McCord, G. C. (2017). Fertilizing growth: Agricultural inputs and their effects in economic development. *Journal of Development Economics*, **127**, 133–152. <http://doi.org/10.1016/j.jdeveco.2017.02.007>
- McKenney, P. T., Driks, A. & Eichenberger, P. (2013). The *Bacillus subtilis* endospore: assembly and functions of the multilayered coat. *Nature Reviews Microbiology*, **11**, 33–44. <http://doi.org/10.1038/nrmicro2921>
- Mercado-Flores, Y., Cárdenas-Álvarez, I. O., Rojas-Olvera, A. V., Pérez-Camarillo, J. P., Leyva-Mir, S. G. & Anducho-Reyes, M. A. (2014). Application of *Bacillus subtilis* in the biological control of the phytopathogenic fungus *Sporisorium reilianum*. *Biological Control*, **76**, 36–40. <http://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2014.04.011>
- Mesa-Vanegas, A. M., Marin, A. & Calle-Osorno, J. (2019).

- Metabolitos secundarios en *Trichoderma* spp. y sus aplicaciones biotecnológicas agrícolas. *Actualidades Biológicas*, **41**, 32–44. <http://doi.org/10.17533/udea.acbi.v41n111a02>
- Morán-Diez, M. E., Martínez de Alba, Á. E., Rubio, M. B., Hermosa, R. & Monte, E. (2021). *Trichoderma* and the plant heritable priming responses. *Journal of Fungi*, **7**, 318–325. <http://doi.org/10.3390/jof7040318>
- Mpanga, I. K., Nkebiwe, P. M., Kuhlmann, M., Cozzolino, V., Piccolo, A., Geistlinger, J., Berger, N., Ludewig, U. & Neumann, G. (2019). The form of N supply determines plant growth promotion by P-solubilizing microorganisms in maize. *Microorganisms*, **7**, 38. <http://doi.org/10.3390/microorganisms7020038>
- Nagórska, K., Bikowski, M. & Obuchowski, M. (2007). Multicellular behaviour and production of a wide variety of toxic substances support usage of *Bacillus subtilis* as a powerful biocontrol agent. *Acta Biochimica Polonica*, **54**, 495–508.
- Newton, R., Amstutz, J. & Patrick, J. E. (2020). Biofilm formation by *Bacillus subtilis* is altered in the presence of pesticides. *Access Microbiology*, **2**, 175. <http://doi.org/10.1099/acmi.0.000175>
- Ongena, M., Jourdan, E., Adam, A., Paquot, M., Brans, A., Joris, B., Arpigny, J. L. & Thonart, P. (2007). Surfactin and fengycin lipopeptides of *Bacillus subtilis* as elicitors of induced systemic resistance in plants. *Environmental Microbiology*, **9**, 1084–1090. <http://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2006.01202.x>
- Palyzová, A., Svobodová, K., Sokolová, L., Novák, J. & Novotný, Č. (2019). Metabolic profiling of *Fusarium oxysporum* conglutinans race 2 in dual cultures with biocontrol agents *Bacillus amyloliquefaciens*, *Pseudomonas aeruginosa*, and *Trichoderma harzianum*. *Folia Microbiológica*, **64**, 779–787. <http://doi.org/10.1007/s12223-019-00690-7>
- Pérez-Morales, T. G., Ho, T. D., Liu, W. T., Dorrestein, P. C. & Ellermeier, C. D. (2013). Production of the cannibalism toxin SDP is a multistep process that requires SdpA and SdpB. *Journal of Bacteriology*, **195**, 324–351. <http://doi.org/10.1128/JB.00407-13>
- Petatán-Sagahón, I., Anducho-Reyes, M. A., Silva-Rojas, H. V., Arana-Cuenca, A., Téllez-Jurado, A., Cárdenas-Álvarez, I. O. & Mercado-Flores, Y. (2011). Isolation of bacteria with antifungal activity against the phytopathogenic fungi *Stenocarpella maydis* and *Stenocarpella macrospora*. *International Journal of Molecular Sciences*, **12**, 5522–5537. <http://doi.org/10.3390/ijms12095522>
- Rahn-Lee, L., Merrih, H., Grossman, A. D. & Losick, R. (2011). The sporulation protein SirA inhibits the binding of DnaA to the origin of replication by contacting a patch of clustered amino acids. *Journal of Bacteriology*, **193**, 1302–1307. <http://doi.org/10.1128/JB.01390-10>
- Ramírez-Valdespino, C. A., Casas-Flores, S. & Olmedo-Monfil, V. (2019). *Trichoderma* as a model to study effector-like molecules. *Frontiers in Microbiology*, **10**, 1030. <http://doi.org/10.3389/fmicb.2019.01030>
- Ravel, J. & Fraser, C. M. (2005). Genomics at the genus scale. *Trends in Microbiology*, **13**, 95–97. <http://doi.org/10.1016/j.tim.2005.01.004>
- Regan, G., Itaya, M. & Piggot, P. J. (2012). Coupling of  $\sigma$ G activation to completion of engulfment during sporulation of *Bacillus subtilis* survives large perturbations to DNA translocation and replication. *Journal of Bacteriology*, **194**, 6264–6271. <http://doi.org/10.1128/JB.01470-12>
- Rivera-Cruz, M. C., Trujillo-Narcía, A., Córdova-Ballona, G., Kohler, J., Fuensanta, C. & Roldán, A. (2008). Poultry manure and banana waste are effective biofertilizer carriers for promoting plant growth and soil sustainability in banana crops. *Soil Biology and Biochemistry*, **12**, 134–156. <http://doi.org/10.1016/j.soilbio.2008.09.003>
- Rizzi, A., Roy, S., Bellenger, J. P. & Beauregard, P. B. (2019). Iron homeostasis in *Bacillus subtilis* requires siderophore production and biofilm formation. *Applied and Environmental Microbiology*, **85**, 243–258. <http://doi.org/10.1128/AEM.02439-18>
- Sallam, N., Eraky, A. & Sallam, A. (2019). Effect of *Trichoderma* spp. on *Fusarium* wilt disease of tomato. *Molecular Biology Reports*, **46**, 4463–4470. <http://doi.org/10.1007/s11033-019-04901-9>
- Samaras, A., Roumeliotis, E., Ntasiou, P. & Karaoglanidis, G. (2021). *Bacillus subtilis* MBI600 promotes growth of tomato plants and induces systemic resistance contributing to the control of soilborne pathogens. *Plants*, **10**, 1113. <http://doi.org/10.3390/plants10061113>
- Saravanakumar, K., Li, Y., Yu, C., Wang, Q. Q., Wang, M., Sun, J., Gao, J. X. & Chen, J. (2017). Effect of *Trichoderma harzianum* on maize rhizosphere microbiome and biocontrol of *Fusarium* stalk rot. *Scientific Reports*, **7**, 1771. <http://doi.org/10.1038/s41598-017-01680-w>
- Schoch, C. L., Ciuffo, S., Domrachev, M., Hottón, C. L., Kannan, S., Khovanskaya, R., Leipe McVeigh, D. R., O'Neill, K., Robertse, B., Sharma, S., Soussov, V., Sullivan, J. P., Sun, L., Turner, S. & Karsch-Mizrachi, I. (2020). NCBI Taxonomy: a comprehensive update on curation, resources and tools. *Database (Oxford)*. **2020**, baaa062. <http://doi.org/10.1093/database/baaa062>
- Siahmoshteh, F., Siciliano, I., Banani, H., Hamidi-Esfahani, Z., Razzaghi-Abyaneh, M., Gullino, M. L., & Spadaro, D. (2017). Efficacy of *Bacillus subtilis* and *Bacillus amyloliquefaciens* in the control of *Aspergillus parasiticus* growth and aflatoxins production on pistachio. *International Journal of Food Microbiology*, **254**, 47–53. <https://doi.org/10.1016/j.ijfoodmicro.2017.05.011>
- Silva, R. N., Monteiro, V. N., Steindorff, A. S., Gomes, E. V., Noronha, E. F. & Ulhoa, C. J. (2019). *Trichoderma*/pathogen/plant interaction in pre-harvest food security. *Fungal Biology*, **123**, 565–583. <https://doi.org/10.1016/j.funbio.2019.06.010>

- Skerman, V. B. D., McGowan, V. & Sneath, P. H. A. (1980). Approved lists of bacterial names. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, **30**, 225–420. <http://doi.org/10.1099/00207713-30-1-225>
- Sood, M., Kapoor, D., Kumar, V., Sheteiwy, M. S., Ramakrishnan, M., Landi, M., Araniti, F. & Sharma, A. (2020). *Trichoderma*: The “Secrets” of a multitalented biocontrol agent. *Plants*, **9**, 762. <http://doi.org/10.3390/plants9060762>
- Sorokan, A., Veselova, S., Benkovskaya, G. & Maksimov, I. (2021). Endophytic strain *Bacillus subtilis* 26D increases levels of phytohormones and repairs growth of potato plants after Colorado potato beetle damage. *Plants*, **10**, 923. <http://doi.org/10.3390/plants10050923>
- Stein, T. (2005). *Bacillus subtilis* antibiotics: structures, syntheses and specific functions. *Molecular Microbiology*, **56**, 845–857. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2958.2005.04587.x>
- Stummer, B. E., Zhang, Q., Zhang, X., Warren, R. A. & Harvey, P. R. (2020). Quantification of *Trichoderma afroharzianum*, *Trichoderma harzianum* and *Trichoderma gamsii* inoculants in soil, the wheat rhizosphere and in planta suppression of the crown rot pathogen *Fusarium pseudograminearum*. *Journal of Applied Microbiology*, **129**, 971–990. <http://doi.org/10.1111/jam.14670>
- Su, Y., Liu, C., Fang, H. & Zhang, D. (2020). *Bacillus subtilis*: a universal cell factory for industry, agriculture, biomaterials and medicine. *Microbial Cell Factories*, **19**, 173. <http://doi.org/10.1186/s12934-020-01436-8>
- Swarnalakshmi, K., Yadav, V., Tyagi, D., Dhar, D. W., Kannepalli, A. & Kumar, S. (2020). Significance of plant growth promoting rhizobacteria in grain legumes: growth promotion and crop production. *Plants*, **9**, 1596. <http://doi.org/10.3390/plants9111596>
- Tan, I. S. & Ramamurthi, K. S. (2014). Spore formation in *Bacillus subtilis*. *Environmental Microbiology Reports*, **6**, 212–225. <http://doi.org/10.1111/1758-2229.12130>
- Tseng, Y. H., Rouina, H., Groten, K., Rajani, P., Furch, A. C. U., Reichelt, M., Baldwin, I. T., Nataraja, K. N., Shaanker, R. U. & Oelmüller, R. (2020). An endophytic *Trichoderma* strain promotes growth of its hosts and defends against pathogen attack. *Frontiers in Plant Science*, **11**, 573–670. <http://doi.org/10.3389/fpls.2020.573670>
- Villarreal-Delgado, M. F., Villa-Rodríguez, E. D., Cira-Chávez, L. A., Estrada-Alvarado, M. I., Parra-Cota, F. I. & Santos-Villalobos, S. (2018). El género *Bacillus* como agente de control biológico y sus implicaciones en la bioseguridad agrícola. *Revista Mexicana de Fitopatología*, **36**, 95–130. <http://doi.org/10.18781/r.mex.fit.1706-5>
- Wang, H., Shi, Y., Wang, D., Yao, Z., Wang, Y., Liu, J., Zhang, S., & Wang, A. (2018). A biocontrol strain of *Bacillus subtilis* WXCDD105 used to control tomato *Botrytis cinerea* and *Cladosporium fulvum* cooke and promote the growth of seedlings. *International Journal of Molecular Sciences*, **19**, 1371. <https://doi.org/10.3390/ijms19051371>
- Yang, Y., Pollard, A. M., Höfler, C., Poschet, G., Wirtz, M., Hell, R. & Sourjik, V. (2015). Relation between chemotaxis and consumption of amino acids in bacteria. *Molecular Microbiology*, **96**, 1272–1282. <http://doi.org/10.1111/mmi.13006>
- Zaidi, A. & Khan, M. S. (2006). Co-inoculation effects of phosphate solubilizing microorganisms and *Glomus fasciculatum* on green gram-*Bradyrhizobium* symbiosis. *Turkish Journal of Agriculture and Forestry*, **30**, 223–230.
- Zhou, C., Zhu, J., Qian, N., Guo, J. & Yan, C. (2021). *Bacillus subtilis* SL18r induces tomato resistance against *Botrytis cinerea*, involving activation of long non-coding RNA, MSTRG18363, to decoy miR1918. *Frontiers in Plant Science*, **11**, 634–819. <http://doi.org/10.3389/fpls.2020.634819>