



# Diversidad del género *Trichoderma* (Hypocraceae) en un Área Natural Protegida en Tabasco, México

## Diversity of the genus *Trichoderma* (Hypocraceae) in a Natural Protected Area in Tabasco, Mexico

Litzajaya Sánchez Hernández<sup>1</sup> , Rosa María Arias Mota<sup>2,3</sup> , José Edmundo Rosique Gil<sup>1</sup> ,  
Coral Jazvel Pacheco Figueroa<sup>1</sup>

### RESUMEN:

- 1 Universidad Juárez Autónoma de Tabasco, División Académica de Ciencias Biológicas, Rm 0.5 Carretera Villahermosa-Cárdenas, 86039 Tabasco, México.
- 2 Instituto de Ecología, A.C., Carretera Antigua a Coatepec No. 351, El Haya, 91070 Xalapa, Veracruz, México.
- 3 Autor para la correspondencia: rosy.arias@inecol.mx

#### Citar como:

Sánchez Hernández, L., R. M. Arias Mota, J. E. Rosique Gil y C. J. Pacheco Figueroa. 2018. Diversidad del género *Trichoderma* (Hypocraceae) en un Área Natural Protegida en Tabasco, México. *Acta Botánica Mexicana* 123: 167-182. DOI: <http://dx.doi.org/10.21829/abm123.2018.1269>

Recibido: 6 de julio de 2017.  
Revisado: 18 de agosto de 2017.  
Aceptado: 9 de noviembre de 2017.  
Primero en línea: 6 de febrero de 2018.  
Publicado: 1 de abril de 2018.

DOI:  
<http://dx.doi.org/10.21829/abm123.2018.1269>

**Antecedentes y Objetivos:** El estado de Tabasco ha perdido más de 95% de la cobertura vegetal original, tendencia que continúa en la actualidad. El Parque Estatal Agua Blanca (PEAB), declarado Área Natural Protegida (ANP), se encuentra seriamente afectado por actividades antropogénicas como la actividad agrícola y ganadería extensiva. El objetivo del estudio fue evaluar la diversidad y la dominancia de especies del género *Trichoderma* dentro del PEAB en sitios con diferente grado de perturbación. El género *Trichoderma* es un hongo de la división Ascomycota y familia Hypocraceae.

**Métodos:** Las colonias de *Trichoderma* fueron extraídas de tres parcelas (conservada, semiconservada y perturbada) mediante la técnica de lavado de partículas de suelo. Para la ubicación taxonómica de las especies aisladas, se realizaron microcultivos y preparaciones semipermanentes. Las preparaciones se revisaron bajo el microscopio compuesto y la identificación se realizó con la ayuda de claves taxonómicas.

**Resultados clave:** Se aislaron 209 colonias, ubicadas dentro de 13 integrantes del género *Trichoderma*; cuatro de ellas representan el primer registro para Tabasco. El índice de diversidad fue significativamente mayor en la parcela perturbada. Los valores altos de la abundancia y de diversidad en el sitio con mayor grado de perturbación se relacionaron de manera significativa con el contenido de carbono. En los sitios semiconservado y perturbado la dominancia estuvo representada por más de dos especies y presentaron el mayor número de especies raras. Las dominantes durante el muestreo fueron *Trichoderma piluliferum*, *T. koningii*, *T. virens*, *T. aureviride*, *T. atroviride* y *T. asperellum*.

**Conclusiones:** El PEAB alberga una alta diversidad del género *Trichoderma*. De acuerdo con los resultados obtenidos para esta zona, se puede inferir que la actividad agrícola no influye significativamente sobre la diversidad y el número de colonias de *Trichoderma*; sin embargo, dichas perturbaciones mostraron un efecto sobre la dominancia de las especies.

**Palabras clave:** hongos conidiales, perturbación, riqueza, selva alta perennifolia.

### ABSTRACT:

**Background and Aims:** The state of Tabasco has lost more than 95% of its original vegetation cover. Currently, this trend shows no sign of reversing. The Agua Blanca State Park (PEAB) is gravely affected by anthropogenic activities, such as agriculture and extensive livestock farming. The objective of this study was to evaluate the diversity and dominance of species of the genus *Trichoderma* within the ABSP in sites with different degrees of disturbance. The genus *Trichoderma* is a fungus of the division Ascomycota and the family Hypocraceae.

**Methods:** *Trichoderma* colonies were extracted from three sites (conserved, semiconserved and disturbed) using the soil particle-washing technique. For the taxonomic identification of the isolated species, microcultures and semipermanent slides were prepared. The slides were viewed under a compound microscope. Fungal identifications were made with the aid of specific taxonomic keys.

**Key results:** Two hundred and nine colonies belonging to 13 species of the *Trichoderma* genus were isolated; four of these species represent the first records for the state of Tabasco. The diversity index was significantly higher in the disturbed plot. The high values of abundance and diversity in the plot with the greatest degree of disturbance were significantly related with the soil carbon content. The semiconserved and disturbed plots were characterized by the dominance of more than two species and presented the greatest number of rare species. The dominant species during the sampling were *Trichoderma piluliferum*, *T. koningii*, *T. virens*, *T. aureviride*, *T. atroviride* and *T. asperellum*.

**Conclusions:** The ABSP contains a high diversity of species of the genus *Trichoderma*. According to the results obtained for this area, agricultural activity did not significantly influence diversity or the number of *Trichoderma* colonies; however, these disturbances showed an effect on species dominance.

**Key words:** conidial fungi, evergreen forest, perturbation, richness.

## INTRODUCCIÓN

Las especies del género *Trichoderma* Pers. representan un grupo de hongos filamentosos que pertenecen al Reino Fungi, División Ascomycota, Subdivisión Pezizomycotina, clase Sordariomycetes, orden Hypocreales y familia Hypocreae (Index Fungorum, 2017). Este género incluye especies con distribución mundial; son eficaces competidores y colonizadores exitosos, debido a su alto potencial para sintetizar y liberar enzimas como celulasas, xilanasas y quitinasas, las cuales, además, se han aprovechado en procesos industriales (Verma et al., 2007; Kubicek et al., 2008). Pueden producir metabolitos secundarios (Brian, 1944; Di Pietro et al. 1993; Dodd et al., 2003; Vinale et al., 2008; Mukherjee et al., 2012), así como hormonas de crecimiento (Kleifeld y Chet 1992; Chowdappa et al., 2013) y se les considera de gran importancia económica como agentes de control biológico (Hjeljord y Tronsmo, 2002; Harman et al., 2004; Schmoll et al., 2016). Se caracterizan por predominar en ambientes terrestres desde suelos agrícolas, pastizales, bosques y desiertos (Zhang et al., 2005). A pesar de la importancia de este género, aún desconocemos su diversidad en las selvas altas perennifolias. Igualmente se ignora la respuesta de este grupo de hongos a las perturbaciones que sufren este tipo de ecosistemas.

Las selvas tropicales se han modificado a umbrales a partir de los cuales la diversidad, distribución, abundancia y adecuación de distintos grupos biológicos pueden verse afectadas (Fahrig, 2003; Noss et al., 2006). El estado de Tabasco ha perdido más de 95% de sus selvas, esto debido a la implementación del plan Chontalpa (agrícola) y el plan Balancan-Tenosique (ganadero) en los años 60 del siglo 20, así como al auge de la industria petrolera (Tudela, 1990; Castillo y Zavala, 1996; Bray y Klepeis, 2005).

Derivado de esta situación se han decretado áreas naturales protegidas de jurisdicción estatal y federal, convirtiéndose estos en los únicos remanentes de ecosistemas naturales nativos. Un ejemplo de esto es el Parque Estatal Agua Blanca (PEAB) que fue declarado Área Natural Protegida en el 1987 (Vargas, 2002). Sin embargo, este

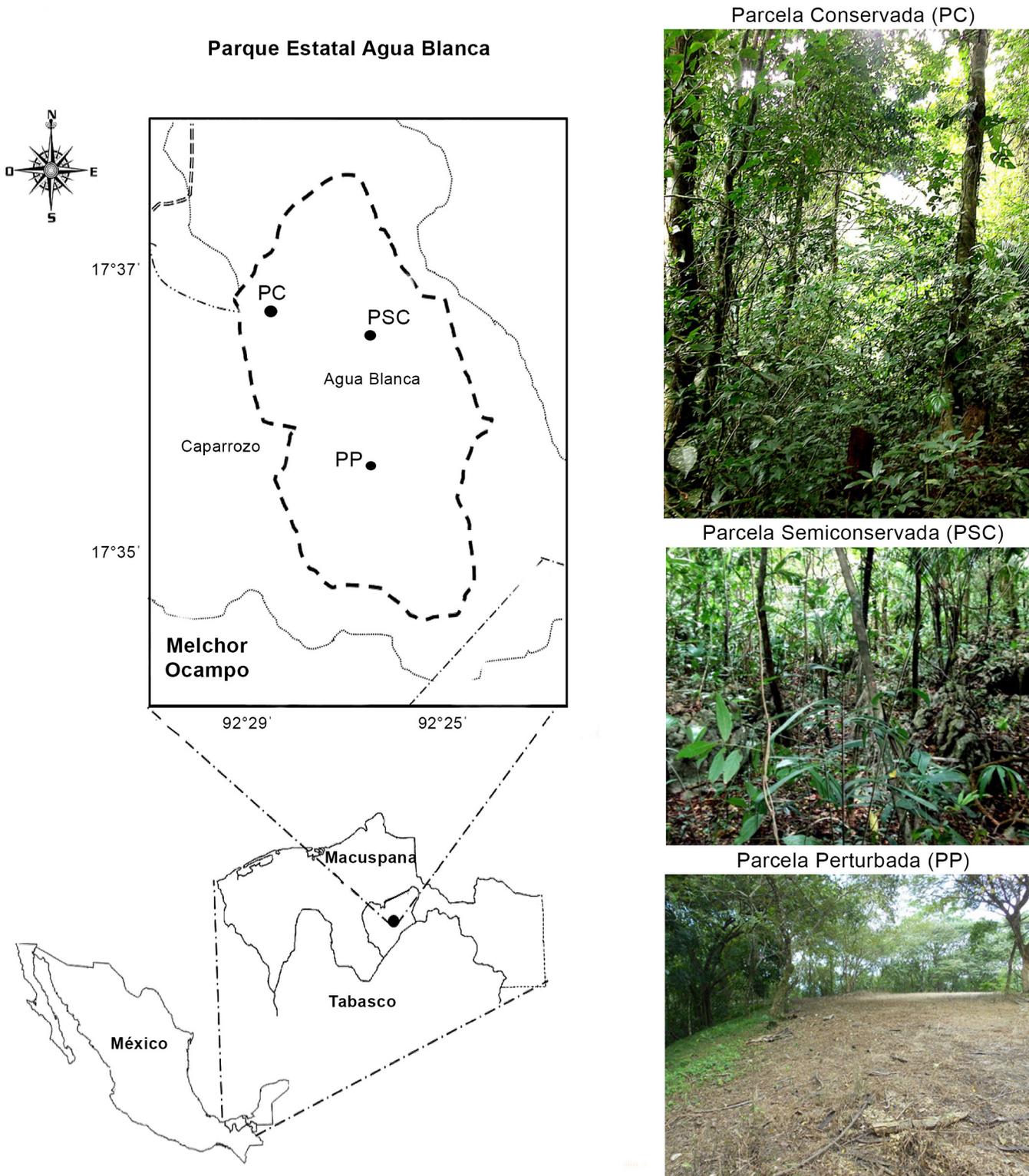
parque se encuentra afectado por actividades antropogénicas, como la fragmentación por expansión de la frontera agrícola.

Existen algunos estudios que confirman que los disturbios en el suelo influyen sobre la distribución y composición de las comunidades fúngicas (Setälä y McLean, 2004; Fryar et al., 2005; Chaverri y Vilchez, 2006); sin embargo, los efectos de los disturbios sobre la comunidad de *Trichoderma* han sido poco estudiadas. Así, se planteó este estudio con la finalidad de evaluar la diversidad de *Trichoderma* dentro del PEAB en sitios con diferente grado de perturbación.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Área de estudio

El Parque Estatal Agua Blanca (PEAB) es un Área Natural Protegida (ANP) en el estado de Tabasco (Fig. 1). Se localiza en el ejido Las Palomas, municipio Macuspana, en la porción oeste y noroeste de la Región Sierra de Tabasco, entre los paralelos 17°35' y 17°37' de latitud norte y entre los meridianos 92°25' y 92°29' de longitud oeste, entre 100 y 200 m s.n.m. (INEGI, 2005). El PEAB comprende 2025 ha de selva alta perennifolia, generalmente dominada por árboles de más de 30 m de altura con abundantes bejucos y plantas epífitas. Los árboles que dominan son canshan (*Terminalia amazonia* (J.F. Gmel.) Exell), ramón (*Brosimum alicastrum* Sw.), palo mulato (*Bursera simaruba* (L.) Sarg.), guapaque (*Dialium guianense* (Aubl.) Sandwith), caoba (*Swietenia macrophylla* King), zapote mamey (*Pouteria sapota* (Jacq.) H.E. Moore & Stearn), ceiba (*Ceiba pentandra* (L.) Gaertn.), botoncillo (*Rinorea guatemalensis* (S. Watson) Bartlett) entre otros. Esta área presenta remanentes de la vegetación natural en la región (Miranda y Hernández, 1963; INEGI, 2005). Los suelos son derivados de la desintegración de rocas calizas y se clasifican como rendzinas, son delgados y con presencia de un horizonte "A" de color oscuro, rico en nutrientes, el cual está localizado arriba de un horizonte "C" o roca madre (Castillo y Zavala, 1996). El clima es cálido húmedo con lluvias todo el año, Af (m)w" (i)g, la temperatura



**Figura 1:** Localización del Parque Estatal Agua Blanca (PEAB) y de las parcelas estudiadas en Tabasco, México. Parcela conservada (PC), Parcela semiconservada (PSC) y Parcela perturbada (PP).

promedio anual fluctúa entre 23 y 26 °C, mientras que la precipitación pluvial anual promedio oscila entre 2100 y 3200 mm (García, 1988; INEGI, 2005).

### Muestreos

Se realizaron siete muestreos entre octubre 2014 y junio 2015. El área de muestreo fue de 2050 ha, dividido en tres parcelas de 100 × 100 m, que se categorizaron como Conservada (C), Semiconservada (SC) y Perturbada (P), de acuerdo al método de Martorell y Peters (2005). Para esta clasificación, se utilizaron los criterios de presencia/ausencia de actividades humanas (cambio de uso del suelo por actividad agrícola y ganadera, incendios y cercanía de poblaciones y caminos), cobertura vegetal (densa o fragmentada) y la presencia de residuos sólidos. En cada parcela se trazaron tres transectos y se tomaron 10 g de suelo del horizonte "A". Las muestras de suelo fueron trasladadas al laboratorio bajo condiciones ambientales donde fueron mezclados para obtener una muestra compuesta de cada parcela. El suelo se secó a temperatura ambiente en bandejas previamente desinfectadas con alcohol al 96%, para evitar contaminación, y se almacenó durante 2 semanas a 5 °C hasta su procesamiento para el aislamiento de los hongos. Los datos de las variables ambientales de los tres sitios de estudio fueron tomados de Sánchez (2015).

#### *Parcela conservada (PC)*

En la parcela conservada no se registró actividad agrícola, el dosel es denso, 92.37% de cobertura vegetal. Esta área cuenta con abundantes palmas y árboles de más de 25 m de alto, característicos de vegetación primaria de la selva. El contenido de materia orgánica es 12% y de carbono 7.1%. El pH registrado para el sitio es neutro (7). La temperatura del suelo es 23.4 °C y la humedad ambiental 81.24%. La acumulación de hojarasca en el suelo es de 3.4 cm de espesor.

#### *Parcela semiconservada (PSC)*

Esta zona de muestreo se encuentra poco conservada, debido a la presencia de actividad agrícola abandonada. El dosel tiene 80% de cobertura vegetal. Hay presencia de

vegetación secundaria. El contenido de materia orgánica es 9.66% y de carbono 7%. El pH registrado para el sitio es neutro (7). La temperatura del suelo es 23 °C y la humedad ambiental 80.5%. La cantidad de hojarasca acumulada en el suelo es de 3.6 cm de espesor.

#### *Parcela perturbada (PP)*

Esta área se encuentra perturbada con presencia de actividad agrícola y cacería. El dosel es de 72.22% de cobertura vegetal. Hay presencia de vegetación secundaria. El contenido de materia orgánica es 12.61% y de carbono 7.5%. El pH registrado para el sitio es neutro (7). La temperatura del suelo es 24 °C y la humedad ambiental 80%. La cantidad de hojarasca acumulada en el suelo es de 2.6 cm de espesor.

### Aislamientos e identificación de *Trichoderma*

Las cepas fueron aisladas mediante la técnica de lavado de partículas de suelo de acuerdo a Bills y Polishook (1994). De cada una de las muestras se lavó 1 g de suelo a través de una serie de micro tamices con mallas (1 mm, 250 µm y 105 µm de abertura, sostenidas cada uno en una malla de 2 mm) conectados a una bomba de vacío. El lavado se efectuó con agua purificada hasta completar 2 litros de agua. Las partículas contenidas en el tamiz inferior (malla de 105 µm) se transfirieron a placas Petri con medio de cultivo DBRC (rosa de bengala con dicloran y clorafenicol OXOID). Este medio reduce el crecimiento de las colonias fúngicas y facilita su cuantificación. Las placas de Petri con las partículas se incubaron en la oscuridad a 25 °C durante 15 días. A partir del tercer día todas las colonias de *Trichoderma* emergentes de las partículas fueron transferidas a tubos con medio de cultivo papa dextrosa agar (PDA). Posteriormente las colonias se agruparon de acuerdo con sus características morfológicas como color, tipo de micelio, forma de crecimiento, tipo de margen, exudados, tinción del medio, entre otras. Para cada especie se cuantificó su abundancia. Previo a la identificación, las colonias se sembraron en placas de Petri con papa dextrosa agar (PDA), extracto de malta agar (EMA) y harina de maíz agar (CMA), los cuales son útiles



para su propagación, diferenciación y para promover su esporulación. Además, para cada una de las especies se realizaron preparaciones permanentes en alcohol polivinílico y semipermanentes en ácido láctico. En todos los casos, se elaboraron microcultivos para observar el tipo de conidiogénesis, el cual es un carácter importante para la identificación.

Las preparaciones se revisaron bajo un microscopio compuesto (Nikon Eclipse 80i con interfase Nomarski, Tokyo, Japón). La identificación taxonómica se realizó con la ayuda de claves taxonómicas y bibliografía especializada para el género *Trichoderma* (Domsch et al., 1980; Gams y Bissett, 1998; Samuels et al., 2002, 2009; Chaverri et al., 2003; Park et al., 2006; Samuels e Ismaiel, 2009; Bissett et al., 2015).

### Procesamiento de los datos

Para cada uno de los muestreos y las parcelas se evaluaron las siguientes variables utilizando el software PAST ver. 1.84 (Hammer et al., 2001).

La riqueza de especies (S) es el número total de especies presentes en una parcela.

La abundancia de colonias es el número total de colonias de *Trichoderma* aisladas a partir de 1 g de suelo seco.

La frecuencia total de ocurrencia (Fr%) es el número de veces que aparece una especie dividido entre 21 (número total de los siete muestreos en las tres parcelas), multiplicado por 100.

La diversidad se calculó mediante el índice de Shannon Wiener (H').

La dominancia de especies se determinó mediante la prueba de asociación de Olmstead-Tukey. Esta prueba se realiza utilizando el logaritmo natural de las abundancias y sus frecuencias de aparición. Con estos datos se obtiene una gráfica de dispersión que se divide en cuadrantes, utilizando las medianas de ambos parámetros para trazar los ejes. La clasificación se estableció según el cuadrante en el que se ubicaron. Dominantes (abundancia y frecuencia de aparición alta), ocasionales (abundancia alta y frecuencia de aparición baja), constantes (abundan-

cia baja y frecuencia de aparición alta) y raras (abundancia y frecuencia de aparición baja).

Para identificar diferencias en la abundancia (colonias), en la riqueza y en el índice de diversidad de *Trichoderma* entre las parcelas, se llevaron a cabo análisis de varianza de una vía. Mediante un análisis de regresión lineal simple, se exploró la relación entre las variables abundancia, riqueza y diversidad con las variables ambientales (cobertura vegetal, contenido de materia orgánica, carbono, pH, temperatura, humedad ambiental y cantidad de hojarasca acumulada en el suelo).

## RESULTADOS

### Composición taxonómica

Se obtuvieron un total de 209 aislamientos a partir de 21 muestras de suelo, de las cuales se identificaron 13 especies diferentes (Fig. 2). *Trichoderma piluliferum* J. Webster & Rifai presentó una mayor frecuencia de ocurrencia (76.19%), seguida de *T. asperellum* Samuels, Lieckf. & Nirenberg y *T. atroviride* Bissett (71.43%). *Trichoderma citrinoviride* Bissett tuvo una baja frecuencia de ocurrencia (28.57%) al estar presente únicamente en seis de 21 muestras (7 muestreos  $\times$  3 parcelas=21) (Cuadro 1).

### Riqueza, abundancia y diversidad

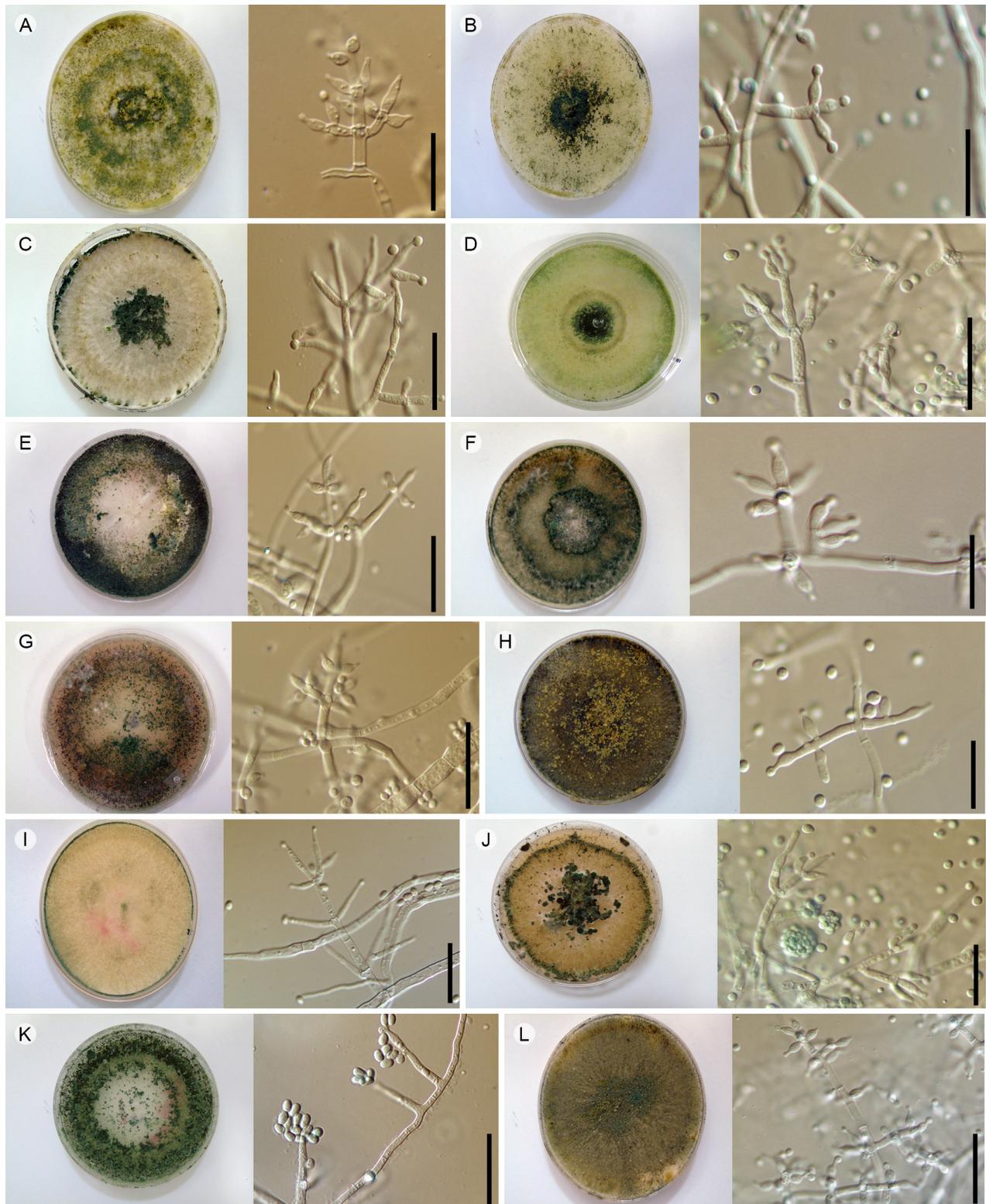
La parcela perturbada tuvo valores mayores en el número de especies (13), en la abundancia de colonias (101) y en el índice de diversidad (2.48), mientras que la parcela conservada tuvo los valores menores de riqueza (12) e índice de diversidad (2.43) (Cuadro 2).

En los análisis estadísticos, se encontraron diferencias significativas en los valores de abundancia e índice de diversidad de Shannon entre los sitios de estudio ( $P > 0.05$ ).

Sin embargo, en la riqueza específica no se detectaron diferencias significativas entre las parcelas ( $P < 0.05$ ).

### Dominancia de especies

El mayor número de especies dominantes se detectó en la parcela conservada (11), seguida de la perturbada (8) y finalmente la semiconservada (6).



**Figura 2:** Especies de *Trichoderma* Pers. registradas. Colonias en EMA a los 7 días de crecimiento. Conidióforos, células conidiógenas y conidios en EMA. A. *Trichoderma asperellum* Samuels, Lieckf. & Nirenberg; B. *Trichoderma atroviride* Bissett; C. *Trichoderma aureoviride* Rifai; D. *Trichoderma citrinoviride* Bissett; E. *Trichoderma harzianum* Rifai; F. *Trichoderma koningii* Oudem; G. *Trichoderma koningiopsis* Samuels, Carm. Suárez & H.C. Evans; H. *Trichoderma longibrachiatum* Rifai; I. *Trichoderma parceramosum* Bissett; J. *Trichoderma piluliferum* J. Webster & Rifai; K. *Trichoderma vinosum* Samuels; L. *Trichoderma virens* (J.H. Mill., Giddens & A.A. Foster) Arx. Escalas A-L=20  $\mu$ m.



**Cuadro 1:** Abundancia de colonias (A) y la frecuencia de ocurrencia (Fr%) de las especies de *Trichoderma* Pers. aisladas durante siete muestreos en las parcelas seleccionadas en el Parque Estatal Agua Blanca (PEAB).

Especies/muestreos	Conservada							Semiconservada							Perturbada							Abundancia	Fr(%)
	1	2	3	4	5	6	7	1	2	3	4	5	6	7	1	2	3	4	5	6	7	total	total
<i>Trichoderma asperellum</i> Samuels, Lieckf. & Nirenberg	1	0	1	1	1	0	2	0	1	0	0	0	2	2	3	1	1	1	3	2	3	25	71.43
<i>Trichoderma atroviride</i> Bissett	0	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	2	0	1	1	2	3	2	2	21	71.43
<i>Trichoderma aureoviride</i> Rifai	3	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	3	0	0	2	0	1	0	3	2	3	22	57.14
<i>Trichoderma citrinoviride</i> Bissett	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	2	7	28.57
<i>Trichoderma harzianum</i> Rifai	0	0	1	0	1	0	2	0	0	0	0	0	1	0	1	0	2	0	0	1	1	10	38.10
<i>Trichoderma koningii</i> Oudem.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	2	1	3	1	1	1	0	12	42.86
<i>Trichoderma koningiopsis</i> Samuels, Carm. Suárez & H.C. Evans	0	0	1	1	1	0	1	2	0	0	1	1	0	3	0	2	2	0	2	0	2	19	57.14
<i>Trichoderma longibrachiatum</i> Rifai	1	0	0	1	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	2	1	0	1	13	57.14
<i>Trichoderma parceramosum</i> Bissett	1	2	0	2	0	0	1	0	0	0	0	0	2	0	2	1	1	2	1	1	1	17	57.14
<i>Trichoderma piluliferum</i> J. Webster & Rifai	2	1	1	0	1	2	1	0	1	1	0	0	1	2	1	1	0	1	1	3	2	22	76.19
<i>Trichoderma vinosum</i> Samuels	1	1	0	1	0	1	0	0	1	2	0	0	0	2	0	0	0	1	0	0	2	12	42.86
<i>Trichoderma virens</i> (J.H. Mill., Giddens & A.A. Foster) Arx	1	1	0	0	1	0	2	0	0	0	1	1	0	0	0	0	2	1	0	1	0	11	42.86
<i>Trichoderma viride</i> Schumach.	1	1	0	0	0	1	1	0	2	2	1	0	1	0	0	2	2	1	1	1	1	18	61.90

De acuerdo a la prueba no paramétrica Olmstead-Tukey; *Trichoderma asperellum*, *T. atroviride*, *T. koningiopsis* Samuels, Carm. Suárez & H.C. Evans, *T. piluliferum* y *T. viride* Schumach fueron dominantes en los tres sitios de muestreo. *Trichoderma citrinoviride* apareció como raras en las tres áreas. En la conservada se presentó el menor número de especies raras (1) mientras que en la perturbada cinco y en la semiconservada seis. *Trichoderma aureoviride* Rifai se reveló como ocasionales exclusivamente en la semiconservada. No se detectaron especies constantes en ninguna de las zonas exploradas (Figs. 3, 4, 5).

### Relación entre la abundancia, riqueza y diversidad con las variables ambientales

Según los resultados estadísticos, no se detectaron relaciones significativas entre las variables ambientales (cobertura vegetal, contenido de materia orgánica, carbono, pH, temperatura, humedad ambiental y cantidad de hoja-

**Cuadro 2:** Riqueza, abundancia total y diversidad de especies (Índice de Shannon Wiener (H')) de *Trichoderma* Pers. aisladas en las parcelas seleccionadas del Parque Estatal Agua Blanca (PEAB). Datos totales obtenidos a partir de siete muestreos. Letras idénticas en las columnas indican que no existen diferencias significativas entre las parcelas.

	Riqueza	Abundancia	Diversidad (H')
Conservada	12 a	59 a	2.43 a
Semiconservada	13 a	49 a	2.43 a
Perturbada	13 a	101 b	2.48 b

rasca acumulada en el suelo) con la abundancia, riqueza y la diversidad de *Trichoderma*. Solamente se detectó una relación significativa ( $p=0.0005$ ) entre la abundancia de colonias vs. el contenido de carbono (Fig. 6).

## DISCUSIÓN

En los estudios cuantitativos sobre hongos saprobios microscópicos del suelo, el número y tipo de micromicetos

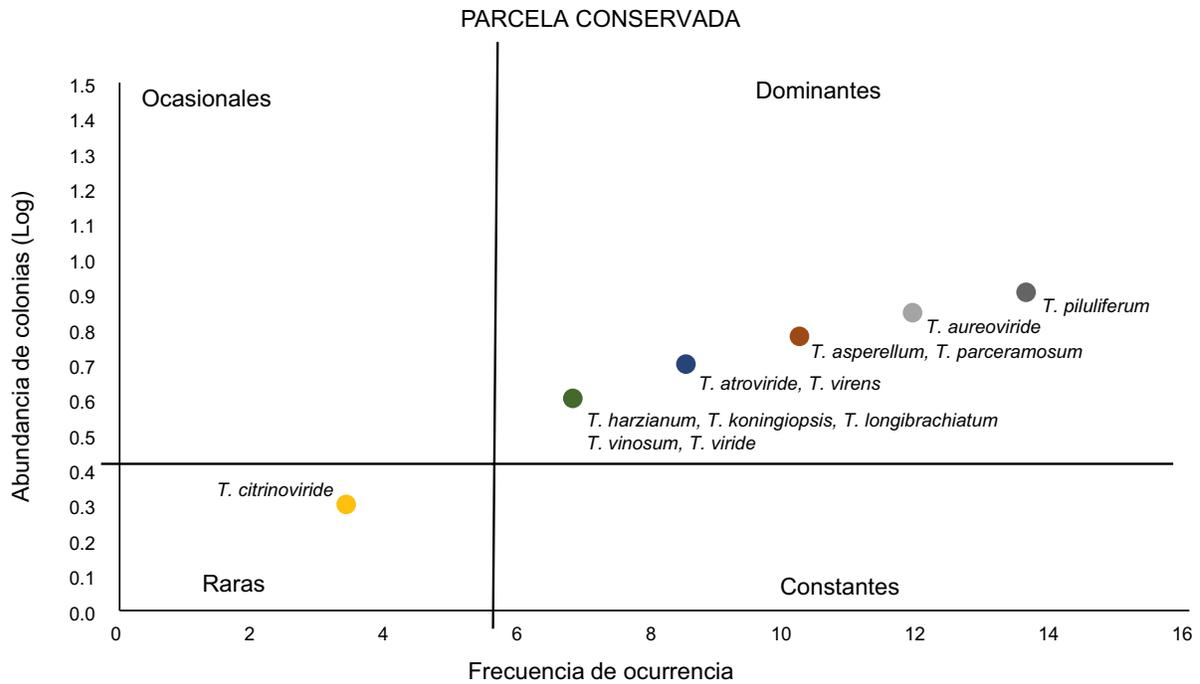


Figura 3: Diagrama de Olmstead-Tukey donde se representa las categorías de raras, ocasionales, dominantes y constantes para las especies de *Trichoderma* Pers. en la parcela Conservada.

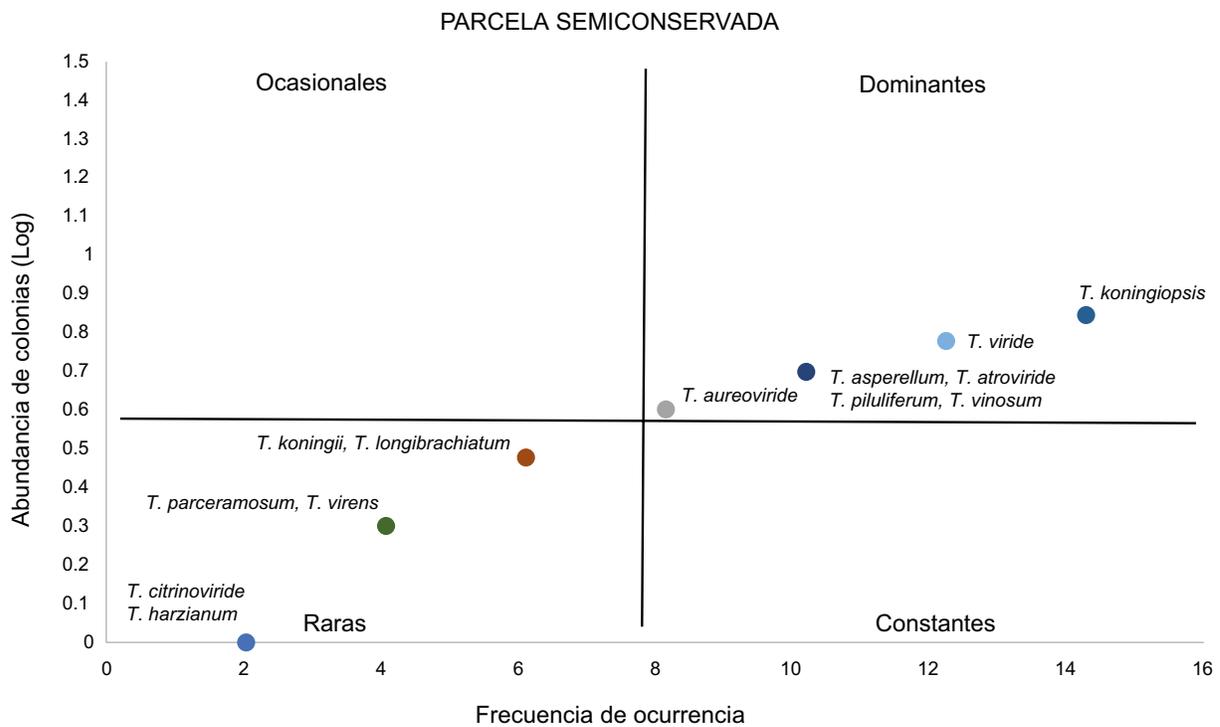
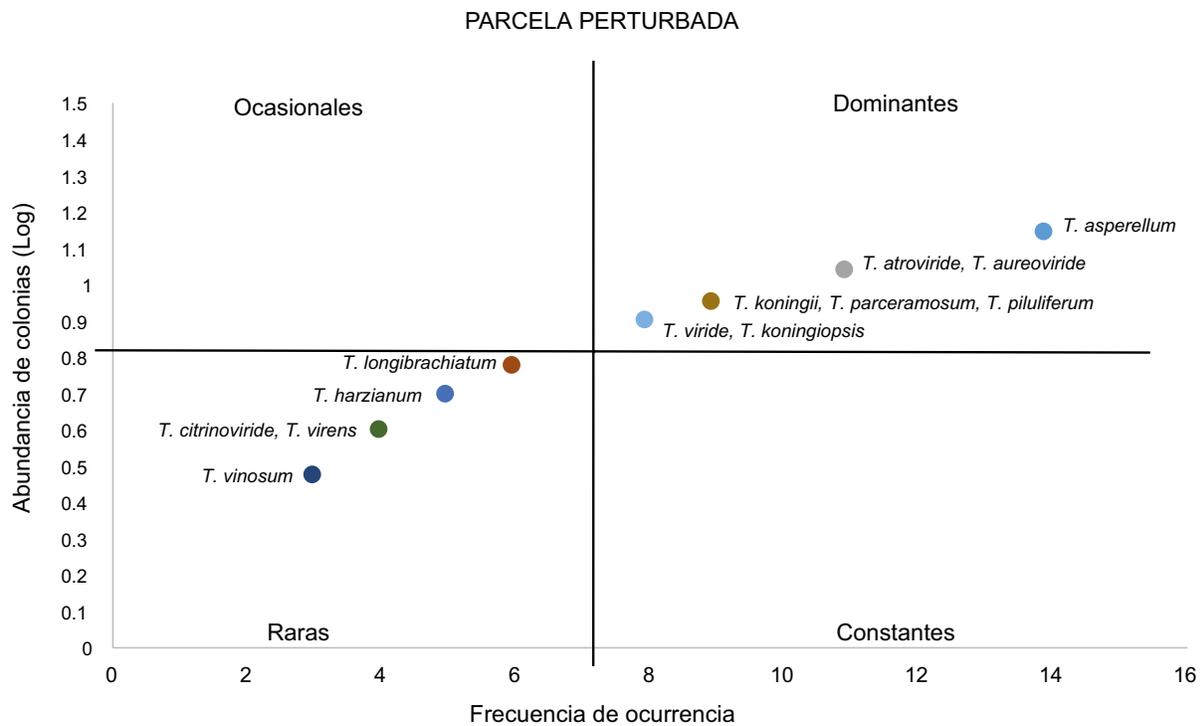
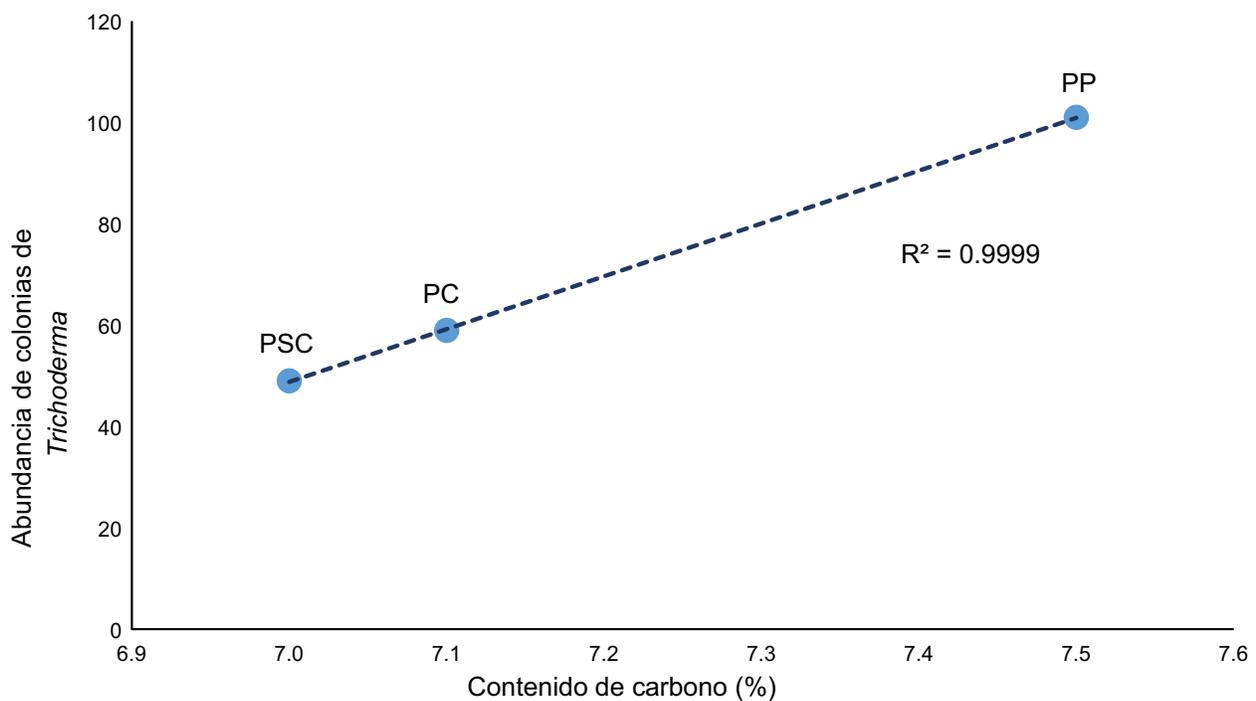


Figura 4: Diagrama de Olmstead-Tukey donde se representa las categorías de raras, ocasionales, dominantes y constantes para las especies de *Trichoderma* Pers. en la parcela Semiconservada.



**Figura 5:** Diagrama de Olmstead-Tukey donde se representa las categorías de raras, ocasionales, dominantes y constantes para las especies de *Trichoderma* Pers. en la parcela Perturbada.



**Figura 6:** Relación entre la abundancia de colonias de *Trichoderma* Pers. y el contenido de carbono de las parcelas estudiadas. Parcela conservada (PC), Parcela semiconservada (PSC) y Parcela perturbada (PP).

detectados depende en gran medida de la técnica empleada (Gams, 1992). En el método de diluciones seriadas, la mayoría de las colonias recuperadas se desarrollan a partir de esporas, las cuales pueden venir de cepas con alto potencial para esporular o bien de esporas que llegan por algún factor físico (aire o lluvia), y que no corresponden a la microbiota activa del suelo. Además, esta técnica favorece el desarrollo de colonias de rápido crecimiento que inhiben el desarrollo de otras (Davet y Rouxel, 2000).

Por su parte, la técnica de lavado de partículas, utilizada en este estudio, excluye las esporas de las especies de rápido crecimiento y permite el desarrollo de los hongos que requieren un mayor tiempo para germinar. Así mismo, favorece el desarrollo de los micromicetos que se encuentran como hifas asociados a las partículas del suelo y, por lo tanto, se considera que están en forma activa (Bills et al., 2004). De esta manera se puede considerar que las especies detectadas en este trabajo son componentes activos de la microbiota edáfica en esta Área Natural Protegida.

A pesar de que la caracterización morfológica ha sido el método más utilizado para la identificación de las especies de *Trichoderma* (Druzhinina et al., 2005), se recomienda complementarla con herramientas moleculares debido a la homoplasia de los caracteres morfológicos y fenéticos que tiene este género (Druzhinina et al., 2006). El uso de herramientas moleculares en la taxonomía presenta una gran ventaja sobre las caracterizaciones morfológicas ya que la estructura del ADN permanece estable con las etapas fisiológicas, y no depende de las condiciones de cultivo (Druzhinina et al., 2006).

De las 13 especies que se reportan en este trabajo, *Trichoderma asperellum*, *T. aureoviride*, *T. citrinoviride*, *T. harzianum* Rifai, *T. koningiopsis*, *T. longibrachiatum* Rifai, *T. parceramosum* Bisset y *T. virens* (J.H. Mill., Giddens & A.A. Forest) Arx ya se habían registrado en agroecosistemas de cacao en el estado de Tabasco (Torres de la Cruz et al., 2015). *Trichoderma aureoviride*, *T. citrinoviride*, *T. harzianum*, *T. longibrachiatum*, *T. parceramosum* y *T. virens* fueron reportadas anteriormente en plantaciones de plátano (Olmo-Ruiz et al., 2010). De

acuerdo con lo anterior, *T. atroviride*, *T. koningii* Oudem., *T. piluliferum* y *T. vinosum* Samuels se registran por primera vez para Tabasco.

Los estudios de *Trichoderma* en el trópico son reducidos debido a que la mayoría de los estudios de comunidades fúngicas del suelo se han realizado en zonas templadas (Christensen, 1962; Bissett y Parkinson, 1980; Jaklitsch, 2011; Jaklitsch y Voglmayr, 2015) y en suelos agrícolas (Hagn et al., 2003; Sariah et al., 2005; Okoth et al., 2007; Jiang et al., 2016).

Dado que la agricultura es un segmento vital de la economía, la mayoría de las investigaciones sobre especies de *Trichoderma* se han enfocado en sus actividades de control biológico contra fitopatógenos (Hoyos-Carvajal y Bissett, 2011) y para mejorar y estimular el crecimiento de los cultivos (Resende et al., 2004; Bae et al., 2009; Hoyos-Carvajal et al., 2009).

Trabajos que aborden la diversidad de *Trichoderma* en México son limitados. En los Altos Sur de Jalisco, Sánchez y Rebolledo (2010), en un agroecosistema de *Agave tequilana* Weber, obtuvieron cuatro especies de *Trichoderma* a partir de 66 aislados con un índice de diversidad de 0.71. Torres de la Cruz et al. (2015), en un agroecosistema de cacao, obtuvieron nueve cepas de *Trichoderma* a partir de 96 aislamientos con un índice de diversidad de 1.75. En un área de selva en Quintana Roo, Hoyos-Carvajal et al. (2009) registraron cuatro especies de *Trichoderma*. Arias y Heredia (2014), en seis fincas cafetaleras y un área bosque mesófilo de montaña en Veracruz, reconocieron 13 cepas diferentes de *Trichoderma*. Los resultados aquí expuestos (diversidad=2.48) revelan la gran diversidad que alberga el PEAB, y la importancia de realizar estos estudios, para preservar hábitats como las selvas tropicales como un reservorio de biodiversidad de *Trichoderma*.

La distribución de estos hongos en la región estudiada es amplia, se observó que 61% de las especies estuvieron presentes en la mayoría de los muestreos y sitios. Esto puede ser el resultado de la gran cantidad de restos vegetales que recubre el suelo de las parcelas (materia orgánica: PC=12%, PSC=9.6% y PP=12.61%) y por la



presencia de herbáceas y pastos que funcionan como depósitos de celulosa. La amplia distribución en las parcelas de *T. piluliferum* (Fr=76.19%) es de gran importancia, ya que se reconoce que este hongo tiene una alta tolerancia a agroquímicos con pentaclorofenol (Argumedeo-De Lira et al., 2009). Además, se conoce su actividad nematocida contra *Meloidogyne incognita* Thienhirum, de manera que resulta trascendental realizar estudios *in vitro* sobre el potencial de este microorganismo nativo para el control biológico de enfermedades de la región.

Los valores altos de la abundancia y de diversidad en el sitio con mayor grado de perturbación se relacionaron con el alto contenido de carbono (corroborado mediante la regresión lineal  $r^2=99.9$ ). Si bien las especies de *Trichoderma* se encuentran ampliamente distribuidas de manera natural en diferentes tipos de vegetación, ocurren principalmente en aquellos que contienen altas cantidades de desechos vegetales en descomposición (Esposito y da Silva, 1998). Es importante señalar que en la parcela perturbada, proliferan una gran cantidad de gramíneas en el estrato herbáceo, siendo estas una fuente de carbono. Muchas plantas invasoras provocan un aumento de la productividad primaria en los sitios con disturbios, por lo que existe una mayor entrada de biomasa en el suelo (Allison y Vitousek, 2004).

Los disturbios antropogénicos (actividad agrícola y ganadera) de esta zona no mostraron un efecto sobre la abundancia y la diversidad en la comunidad de micromicetos del género *Trichoderma*. Esto puede atribuirse a la alta capacidad de estos micromicetos para recuperarse después de los disturbios (Persiani et al., 1998). Es probable que la formación de estructuras de resistencia, la producción de abundantes propágulos (fragmentos de micelio y esporas) y los ciclos de vida corta les permitan a las especies de *Trichoderma* una respuesta dinámica y eficiente para dispersarse y recolonizar ambientes después de eventos de perturbación.

Mediante las curvas de abundancia-dominancia, se pudo apreciar una mayor equidad en la parcela conservada que en las parcelas semiconservada y perturbada, donde es evidente la dominancia de una o dos cepas y un mayor

número de especies raras. En el sitio conservado, *T. piluliferum* fue dominante, en el semiconservado lo fueron *T. koningii* y *T. virens*, y en el perturbado *T. aureviride*, *T. atroviride* y *T. asperellum*. En general los resultados obtenidos muestran un recambio de los hongos *Trichoderma* dominantes. Esta variación pudiera ser debido a la heterogeneidad de los espacios que forman micro-nichos, lo que permite una colonización heterogénea de los micromicetos de este género. Así mismo las interacciones (amensalismo, parasitismo, competencia y depredación) que ocurren en el suelo entre la mesofauna (artrópodos, las lombrices, y los nematodos) y macrofauna (termitas, ácaros, hormigas) son factores que seguramente están regulando a la comunidad de las especies de *Trichoderma*.

A pesar de que *T. harzianum* se considera una especie cosmopolita (Blaszczyk et al., 2011; Druzhinina et al., 2011), se puede inferir que tiene una alta sensibilidad a la perturbación, ya que su dominancia se restringió a la zona conservada y se presentó en la categoría de rara en la semiconservada y perturbada. Hagn et al. (2003) mencionan que *T. harzianum* es sensible a cambios en la composición vegetal. Suarez y Momo (1995), por su parte, observaron que la presencia de herbicidas o compuestos químicos tiene un efecto negativo en el crecimiento de *T. harzianum*. La importancia de la detección de un mayor número de especies raras o sensibles a la perturbación radica en que pueden ser empleadas como indicadoras de salud ambiental y ser utilizadas en estudios rápidos de diversidad para conocer el estado de un ecosistema (Jonsell y Nordlander, 2002).

El PEAB alberga una alta diversidad de especies del género *Trichoderma*. A través de este estudio, se puede inferir que la actividad agrícola en esta área no influye significativamente sobre la diversidad y el número de colonias de *Trichoderma*. Sin embargo, los disturbios de la zona tienen un efecto sobre su dominancia.

Dada la gran importancia económica que posee este género por sus múltiples aplicaciones biotecnológicas, resulta de interés estudiar su diversidad en México. Por lo tanto, es necesario obtener y preservar cepas que posean características deseables, es imperante realizar

estudios más puntuales de cepas de *Trichoderma* nativas para comprobar su potencialidad biotecnológica.

## CONTRIBUCIÓN DE AUTORES

LSH y ERG idearon y diseñaron el estudio, aislaron las cepas de *Trichoderma*. LSH y RMA identificaron las especies de *Trichoderma*, realizaron los análisis estadísticos, interpretaron los resultados y escribieron el manuscrito. CJPF participó en la selección y categorización de los sitios de estudio. Todos los autores contribuyeron a la revisión y aprobación del manuscrito final.

## FINANCIAMIENTO

Este estudio fue apoyado por el proyecto PFI “Evaluación de la diversidad fúngica en vegetación con diferentes grados de perturbación en el Parque Estatal Agua Blanca, Macuspana, Tabasco” con clave UJAT-2012-IB-14; CONACyT (706472) a través de la beca otorgada en el programa de Maestría en Ciencias Ambientales de la Universidad Juárez Autónoma de Tabasco. Así mismo por la beca mixta CONACyT otorgada para realizar una estancia de investigación en el Instituto de Ecología, A.C., Xalapa (LSH).

## AGRADECIMIENTOS

Al Laboratorio de Micromicetos Saprobios del INECOL, por las facilidades brindadas para la realización de este estudio. Gracias a Allison Marie Jermain por la traducción del resumen al inglés.

## LITERATURA CITADA

Allison, S. D. y P. M. Vitousek. 2004. Rapid nutrient cycling in leaf litter from invasive plants in Hawaii. *Oecologia* 141(4): 612-619. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1679-z>

Argumedo-De Lira, R., A. Alarcón, R. Ferrera-Cerrato y J. L. Peña-Cabriales. 2009. El género fúngico *Trichoderma* y su relación con contaminantes orgánicos e inorgánicos. *Revista Internacional de Contaminación Ambiental* 25(4): 257-269.

Arias, R. M. y G. Heredia. 2014. Fungal diversity in coffee plantation systems and in a tropical montane cloud forest

in Veracruz, Mexico. *Agroforestry Systems* 88: 921-933. DOI: <https://dx.doi.org/10.1007/s10457-014-9736-z>

Bae, H., R. C. Sicher, M. S. Kim, S. H. Kim, M. D. Strem, R. L. Melnick y B. A. Bailey. 2009. The beneficial endophyte *Trichoderma hamatum* isolate DIS 219b promotes growth and delays the onset of the drought response in *Theobroma cacao*. *Journal of Experimental Botany* 60(11): 3279-3295. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/erp165>

Bills, G. F. y J. D. Polishook. 1994. Abundance and diversity of microfungi in leaf litter of a lowland rain forest in Costa Rica. *Mycologia* 86(2): 187-198. DOI: <https://dx.doi.org/10.2307/3760635>

Bills, G. F., M. Christensen, M. Powell y G. Thorn G. 2004. Saprobic soil fungi. In: Muller, G., G. Bills, M. S. Foster (eds.). *Biodiversity of fungi: Inventory and monitoring methods*. Elsevier academic press. Amsterdam, Netherlands. Pp. 271-301. DOI: <https://dx.doi.org/10.1016/B978-012509551-8/50016-7>

Bissett, J. y D. Parkinson. 1980. Long-term effects of fire on the composition and activity of the soil microflora of a subalpine, coniferous forest. *Canadian Journal of Botany* 58(15): 1704-1721. DOI: <https://doi.org/10.1139/b80-199>

Bissett, J., W. Gams, W. Jaklitsch y G. J. Samuels. 2015. Accepted *Trichoderma* names in the year 2015. *IMA fungus* 6(2): 263-295. DOI: <https://doi.org/10.5598/imafungus.2015.06.02.02>

Błaszczuk, L., D. Popiel, J. Chełkowski, G. Koczyk, G. J. Samuels, K. Sobieralski y M. Siwulski. 2011. Species diversity of *Trichoderma* in Poland. *Journal of Applied Genetics* 52(2): 233-243. DOI: <https://doi.org/10.1007/s13353-011-0039-z>

Bray, D. B. y P. Klepeis. 2005. Deforestation, forest transitions, and institutions for sustainability in Southeastern Mexico, 1900-2000. *Environment and History* 11(2): 195-223. DOI: <https://doi.org/10.3197/096734005774434584>

Brian, P. W. 1944. Production of gliotoxin by *Trichoderma viride*. *Nature* 154: 667-668. DOI: <https://doi.org/10.1038/154667b0>

Castillo, A. O. y C. J. Zavala. 1996. Fisiografía, recursos vegetales y alternativos de manejo en el Parque Estatal Agua Blanca, Tabasco. *Universidad y Ciencia* 12(23): 63-70.



- Chaverri, P., L. A. Castlebury, B. E. Overton y G. J. Samuels. 2003. *Hypocrea/Trichoderma*: species with conidiophores elongations and green conidia. *Mycologia* 95(6): 1100-1140. DOI: <https://dx.doi.org/10.2307/3761915>
- Chaverri, P. y B. Vilchez. 2006. *Hypocrealean* (Hypocreales, Ascomycota) Fungal Diversity in Different Stages of Tropical Forest Succession in Costa Rica I. *Biotropica* 38(4): 531-543. DOI: <https://dx.doi.org/10.1111/j.1744-7429.2006.00176.x>
- Chowdappa, P., P. S. Mohan Kumar, M. Jyothi Lakshmi y K. K. Upreti. 2013. Growth stimulation and induction of systemic resistance in tomato against early and late blight by *Bacillus subtilis* OTPB1 or *Trichoderma harzianum* OTPB3. *Biological Control* 65(1): 109-117. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2012.11.009>
- Christensen, K. 1962. Isohedonic contours in the sucrose-sodium chloride area of gustatory stimulation. *Journal of Comparative and Physiological Psychology* 55(3): 337-341. DOI: <https://doi.org/10.1037/h0046208>
- Davet, P. y F. Rouxel. 2000. Detection and isolation of soil fungi. Science Publishers Inc. Enfield, USA. 188 pp.
- Di Pietro, A., M. Lorito, C. K. Hayes, R. M. Broadway y G. E. Harman. 1993. Endochitinase from *Gliocladium virens*: isolation, characterization, and synergistic antifungal activity in combination with gliotoxin. *Phytopathology* 83(3): 308-313. DOI: <https://doi.org/10.1094/phyto-83-308>
- Dodd, S. L., E. Lieckfeldt y G. J. Samuels. 2003. *Hypocrea atroviridis* sp. nov., the teleomorph of *Trichoderma atroviride*. *Mycologia* 95(1): 27-40. DOI: <https://doi.org/10.2307/3761959>
- Domsch, K. H., W. Gams y T. H. Anderson. 1980. Compendium of soil fungi. Volume 1. Academic Press. London, UK. Pp. 1-860.
- Druzhinina, I. S., A. G. Kopchinskiy, M. Komoń, J. Bissett, G. Szakacs y C. P. Kubicek. 2005. An oligonucleotide barcode for species identification in *Trichoderma* and *Hypocrea*. *Fungal Genetics and Biology* 42(10): 813-828. DOI: <https://dx.doi.org/10.1016/j.fgb.2005.06.007>
- Druzhinina, I. S., A. G. Kopchinskiy y C. P. Kubicek. 2006. The first 100 *Trichoderma* species characterized by molecular data. *Mycoscience* 47(2): 55-64. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10267-006-0279-7>
- Druzhinina, I. S., V. Seidl-Seiboth, A. Herrera-Estrella, B. A. Horwitz, C. M. Kenerley, E. Monte, P. K. Mukherjee, S. Zeilinger, I. V. Grigoriev, y C. P. Kubicek. 2011. *Trichoderma*: the genomics of opportunistic success. *Nature Reviews Microbiology* 9(10): 749-759. DOI: <https://dx.doi.org/10.1038/nrmicro2637>
- Esposito, E. y M. da Silva. 1998. Systematics and environmental application of the genus *Trichoderma*. *Critical Reviews in Microbiology* 24(2): 89-98. DOI: <https://dx.doi.org/10.1080/10408419891294190>
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 34(1): 487-515. DOI: <https://dx.doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419>
- Fryar, S. C., W. Booth, J. Davies, I. J. Hodgkiss y K. D. Hyde. 2005. Evidence of in situ competition between fungi in freshwater. *Fungal Diversity* 18: 59-71.
- Gams, W. 1992. The analysis of communities of saprophytic microfungi with special reference to soil fungi. In: Winterhoff, W. (ed.). *Fungi in vegetation science*. Kluwer Academic Publishers. Netherlands. Pp. 183-223. DOI: <https://doi.org/10.1007/978-94-011-2414-0>
- Gams, W. y J. Bissett. 1998. Morphology and identification of *Trichoderma*. *Trichoderma and Gliocladium*. In: Kubicek, C. P. y G. E. Harman (eds.). *Trichoderma & Gliocladium*. Vol. 1. Basic Biology, Taxonomic and Genetics. Taylor & Francis. London, UK. Pp. 3-34. DOI: <https://doi.org/10.4324/9780203483558>
- García, E. 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Instituto Nacional de Geografía, México, D.F., México. 90 pp.
- Hagn, A., K. Pritsch, M. Schloter y J. C. Munch. 2003. Fungal diversity in agricultural soil under different farming management systems, with special reference to biocontrol strains of *Trichoderma* spp. *Biology and Fertility of Soils* 38(4): 236-244. DOI: <https://dx.doi.org/10.1007/s00374-003-0651-0>
- Harman, G. E., C. R. Howell, A. Viterbo, I. Chet y M. Lorito. 2004. *Trichoderma* species-opportunistic, avirulent plant

- symbionts. *Nature Reviews Microbiology* 2(1): 43-56. DOI: <https://dx.doi.org/10.1038/nrmicro797>
- Hammer, Ø., D. A. T. Harper y P. D. Ryan. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 1-9.
- Hjeljord, L. y A. Tronsmo. 2002. *Trichoderma* and *Gliocladium* in biological control an overview. In: Harman, G. E. y C. P. Kubicek (eds.). *Trichoderma* and *Gliocladium* Vol. 2: Enzymes, biological control and commercial applications. Taylor & Francis. London, UK. Pp. 115-127. DOI: <https://doi.org/10.4324/9780203484456>
- Hoyos-Carvajal, L. y J. Bissett. 2011. Biodiversity of *Trichoderma* in Neotropics. In: Grillo, O. y G. Venora. (eds.). *The Dynamical Processes of Biodiversity - Case Studies of Evolution and Spatial Distribution*. InTech. Pp. 303-320. DOI: <https://dx.doi.org/10.5772/23378>
- Hoyos-Carvajal, L., S. Orduz y J. Bissett. 2009. Genetic and metabolic biodiversity of *Trichoderma* from Colombia and adjacent Neotropic regions. *Fungal Genetics and Biology* 46(9): 615-631. DOI: <https://dx.doi.org/10.1016/j.fgb.2009.04.006>
- Index fungorum. 2017. Index fungorum base de datos. <http://www.indexfungorum.org/Names/Names.asp>. (consultado octubre de 2017).
- INEGI. 2005. Síntesis de información geográfica del estado de Tabasco, anexo cartográfico. Instituto Nacional Estadística, Geografía e Informática. Cd. Mx., México. Pp. 100.
- Jaklitsch, W. M. 2011. European species of *Hypocrea* Part II: species with hyaline ascospores. *Fungal Diversity* 48(1): 1-250. DOI: <https://dx.doi.org/10.1007/s13225-011-0088-y>
- Jaklitsch, W. M. y H. Voglmayr. 2015. Biodiversity of *Trichoderma* (Hypocreaceae) in Southern Europe and Macaronesia. *Studies in Mycology* 80: 1-87. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.simyco.2014.11.001>
- Jiang, Y., J. L. Wang, J. Chen, L. J. Mao, X. X. Feng, C. L. Zhang, y F. C. Lin. 2016. *Trichoderma* biodiversity of agricultural fields in east China reveals a gradient distribution of species. *PloS ONE* 11(8): 1-14. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0160613>
- Jonsell, M. y G. Nordlander. 2002. Insects in polypore fungi as indicator species: a comparison between forest sites differing in amounts and continuity of dead wood. *Forest Ecology and Management* 157(1-3): 101-118. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00662-9](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00662-9)
- Kleifeld, O. y I. Chet. 1992. *Trichoderma harzianum* interaction with plants and effect on growth response. *Plant and Soil* 144(2): 267-272. DOI: <https://doi.org/10.1007/bf00012884>
- Kubicek, C. P., M. Komon-Zelazowska y I. S. Druzhinina. 2008. Fungal genus *Hypocrea/Trichoderma*: from barcodes to biodiversity. *Journal of Zhejiang University Science B* 9(10): 753-763. DOI: <https://doi.org/10.1631/jzus.B0860015>
- Martorell, C. y E. M. Peters. 2005. The measurement of chronic disturbance and its effects on the threatened cactus *Mammillaria pectinifera*. *Biological Conservation* 124(2): 199-207. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.01.025>
- Miranda, F. y E. Hernández. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 28: 1-179. DOI: <https://dx.doi.org/10.17129/botsci.1084>
- Mukherjee, P. K., B. A. Horwitz y C. M. Kenerley. 2012. Secondary metabolism in *Trichoderma* a genomic perspective. *Microbiology* 158(1): 35-45. DOI: <https://dx.doi.org/10.1099/mic.0.053629-0>
- Noss, R., B. Custi y M. J. Groom. 2006. Habitat fragmentation. In: Groom, M. J., G. K. Meffe y C. R. Carroll. (eds.). *Principles of Conservation Biology*. Sinauer Associates. Inc. Sunderland, USA. Pp. 213-251.
- Okoth, S. A., H. Roimen, B. Mutsotso, E. Muya, J. Kahindi, J. O. Owino y P. Okoth. 2007. Land use systems and distribution of *Trichoderma* species in Embu region, Kenya. *Tropical and Subtropical Agroecosystems* 7: 105-122.
- Olmo-Ruiz, D., J. Cifuentes-Blanco, G. Vidal-Gaona y E. Rosique-Gil. 2010. Micromicetos del suelo de una plantación de plátano (*Musa paradisiaca*) en Teapa, Tabasco, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 81(1): 97-102.



- Park, M. S., K. S. Bae y S. H. Yu. 2006. Two new species of *Trichoderma* associated with green mold of oyster mushroom cultivation in Korea. *Mycobiology* 34(3): 111-113. DOI: <https://dx.doi.org/10.4489/MYCO.2006.34.3.111>
- Persiani, A. M., O. Maggi, M. A. Casado y F. D. Pineda. 1998. Diversity and variability in soil fungi from a disturbed tropical rain forest. *Mycologia* 90(2): 206-214. DOI: <https://doi.org/10.2307/3761296>
- Resende, M., J. de Oliveira, R. Mendes, R. Garcia y A. Rodrigues. 2004. Inoculação de sementes de milho utilizando o *Trichoderma harzianum* como promotor de crescimento. *Ciência e Agrotecnologia* 28(4): 793-798. DOI: <https://dx.doi.org/10.1590/S1413-70542004000400010>
- Samuels, G. J. y A. Ismaiel. 2009. *Trichoderma evansii* and *T. lieckfeldtia*: two new *T. hamatum*-like species. *Mycologia* 101(1): 142-156. DOI: <https://doi.org/10.3852/08-161>
- Samuels, G. J., S. L. Dodd, W. Gams, L. A. Castlebury y O. Petrini. 2002. *Trichoderma* species associated with the green mold epidemic of commercially grown *Agaricus bisporus*. *Mycologia* 94(1): 146-170. DOI: <https://dx.doi.org/10.2307/3761854>
- Samuels, G. J., P. Chaverri, D. F. Farr y E. B. McCray. 2009. *Trichoderma* online. Systematic Mycology and Microbiology Laboratory. <http://nt.arsgrin.gov/taxadescriptions/keys/TrichodermaIndex.cfm> (consultado abril de 2017).
- Sánchez, L. 2015. Grupos funcionales de micromicetos saprobios del suelo con diferente grado de perturbación en el PEAB, Macuspana, Tabasco. Tesis de licenciatura. Universidad Juárez Autónoma de Tabasco. Villahermosa, Tabasco, México. Pp. 39.
- Sánchez, V. y O. Rebolledo. 2010. Especies de *Trichoderma* en suelos cultivados con *Agave tequilana* en la región de Los Altos Sur, Jalisco y valoración de su capacidad antagónica contra *Thielaviopsis paradoxa*. *Revista Mexicana de Micología* 32: 11-18.
- Sariah, M., C. W. Choo, H. Zakaria y M. S. Norihan. 2005. Quantification and characterization of *Trichoderma* spp. from different ecosystems. *Mycopathologia* 159(1): 113-117. DOI: <https://dx.doi.org/10.1007/s11046-004-4432-6>
- Schmoll, M. C., N. Dattenböck, A. Carreras-Villaseñor, A. Mendoza-Mendoza, D. Tisch, M. I. Alemán, S. E. Baker, C. Brown, M. G. Cervantes-Badillo, J. Cetz-Chel, G. R. Cristobal-Mondragon, L. Delaye, E. U. Esquivel-Naranjo, A. Frischmann, J. J. Gallardo-Negrete, M. García-Esquivel, E. Y. Gomez-Rodríguez, D. R. Greenwood, M. Hernández-Oñate, J. S. Kruszevska, R. Lawry, H. M. Mora-Montes, T. Muñoz-Centeno, M. F. Nieto-Jacobo, G. Nogueira Lopez, V. Olmedo-Monfil, M. Osorio-Concepcion, S. Piłsyk, K. R. Pomraning, A. Rodriguez-Iglesias, M. T. Rosales-Saavedra, J. A. Sánchez-Arreguín, V. Seidl-Seiboth, A. Stewart, E. E. Uresti-Rivera, C.-L. Wang, T.-F. Wang, S. Zeilinger S. Casas-Flores y A. Herrera-Estrella. 2016. The Genomes of three uneven siblings: Footprints of the lifestyles of three *Trichoderma* species. *Microbiology and Molecular Biology Reviews* 80(1): 205-327. DOI: <https://dx.doi.org/10.1128/MMBR.00040-15>
- Setälä, H. y M. A. McLean. 2004. Decomposition rate of organic substrates in relation to the species diversity of soil saprophytic fungi. *Oecologia* 139(1): 98-107. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00442-003-1478-y>
- Suárez, M. y F. Momo. 1995. Efectos del herbicida Tribunil (I. A.: Methabenzothiazuron) sobre el hongo celulolítico del suelo *Trichoderma harzianum*. First International Meeting on Microbial Ecology. American Chemical Society. Queretaro, México. Pp. 70.
- Torres-de la Cruz, M., C. F. Ortiz-García, C. Bautista-Muñoz, J. A. Ramírez-Pool, N. Ávalos-Contreras, S. Cappello-García y A. De la Cruz-Pérez. 2015. Diversidad de *Trichoderma* en el agroecosistema cacao del estado de Tabasco, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 86(4): 947-961. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2015.07.012>
- Tudela, F. 1990. Recursos naturales y sociedad en el trópico húmedo. In: Leff, E. (ed.). Medio ambiente y desarrollo en México. Universidad Nacional Autónoma de México. Cd. Mx., México. Pp. 149-182.
- Vargas, M. F. 2002. Áreas Naturales Protegidas de México con decretos estatales. Secretaria de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto Nacional del Empleo,

- Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. México, D.F., México. Pp. 1022.
- Verma, M., S. K. Brar, R. D. Tyagi, R. Y. Surampalli y J. R. Valero. 2007. Antagonistic fungi, *Trichoderma* spp. Panoply of biological control. *Biochemical Engineering Journal* 37(1): 1-20. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.bej.2007.05.012>
- Vinale, F., K. Sivasithamparam, E. L. Ghisalberti, R. Marra, M. J. Barbetti, H. Li, S. L. Woo y M. Lorito. 2008. A novel role for *Trichoderma* secondary metabolites in the interactions with plants. *Physiological and Molecular Plant Pathology* 72(1-3): 80-86. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.pmpp.2008.05.005>
- Zhang, C. L., I. S. Druzhinina, C. P. Kubicek y T. Xu. 2005. *Trichoderma* biodiversity in China: evidence for a North to South distribution of species in East Asia. *FEMS Microbiology Letters* 251(2): 251-257. DOI: <https://dx.doi.org/10.1016/j.femsle.2005.08.034>