

## *Trichoderma* un aliado de la agricultura

### *Trichoderma* an ally to agriculture

Cecilia Nicole Marchuk Larrea<sup>1</sup>, Gilberto Antonio Benítez Rodas<sup>1,2,3</sup>,  
Walter J. Sandoval-Espínola<sup>2</sup>, Danilo Fernández Ríos<sup>2,4</sup> & Andrea Alejandra Arrúa<sup>2,3,4,\*</sup>

<sup>1</sup>Universidad Nacional de Asunción, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Departamento de Química. San Lorenzo, Paraguay.

<sup>2</sup>Universidad Nacional de Asunción, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Departamento de Biotecnología. San Lorenzo, Paraguay.

<sup>3</sup>Universidad Nacional de Asunción Centro Multidisciplinario de Investigaciones Tecnológicas, Dirección General de Investigación Científica y Tecnológica. San Lorenzo, Paraguay.

<sup>4</sup>Mycology Safety Team (MIST). San Lorenzo, Paraguay.

\*Autor correspondiente: [andrea.arrua@cemit.una.py](mailto:andrea.arrua@cemit.una.py); [arrua@facen.una.py](mailto:arrua@facen.una.py).

**Resumen:** El género *Trichoderma*, perteneciente al grupo de los hongos filamentosos, se ha consolidado como una herramienta efectiva en la agricultura gracias a sus propiedades y múltiples usos, destacando su capacidad para funcionar como agente biocontrolador frente a diversos fitopatógenos. El éxito de este biocontrolador se basa en la acción conjunta de varios mecanismos, como la antibiosis, el micoparasitismo, la competencia por espacio y nutrientes, la producción de enzimas y metabolitos secundarios con actividad antimicrobiana, así como la estimulación de la respuesta de defensa de las plantas ante los patógenos. En esta revisión, se enfatizan los mecanismos de acción de *Trichoderma* como biocontrolador, específicamente en los compuestos volátiles, y se discuten sus potencialidades para su aplicación en la agricultura. En vista de su capacidad para inhibir el crecimiento de patógenos, de estimular el crecimiento de las plantas y mejorar la calidad del suelo, *Trichoderma* representa un recurso valioso para los agricultores. El conocimiento de estos mecanismos puede contribuir a optimizar aún más su uso en la agricultura y fomentar prácticas agrícolas sostenibles.

**Palabras clave:** biocontrol, endófito, mecanismo, sostenible.

**Abstract:** The genus *Trichoderma*, belonging to the group of filamentous fungi, has become a valuable tool in agriculture due to its properties and multiple uses, particularly its capacity to act as a biocontrol agent against various phytopathogens. The success of this biocontrol agent relies on the combined action of several mechanisms, such as antibiosis, mycoparasitism, competition for space and nutrients, production of enzymes and secondary metabolites with antimicrobial activity, as well as stimulation of plant defense response against pathogens. This review emphasizes the mechanisms of action of *Trichoderma* as a biocontrol agent, focusing on volatile compounds generation, while discussing its potential for agriculture application. Given its ability for growth inhibition of pathogens, for stimulating plant growth, and for improving soil quality, *Trichoderma* represents a valuable resource for farmers. Knowledge of these mechanisms can further optimize its use in agriculture to encourage sustainable agricultural practices.

**Keywords:** biocontrol, endophyte, mechanism, sustainable.

## Introducción

*Trichoderma* es ampliamente reconocido como uno de los hongos benéficos más efectivos y versátiles en términos de control biológico. Este género es capaz de actuar como un agente biocontrolador, gracias a su capacidad para ejecutar diversos mecanismos de acción, tanto directos como indirectos. Entre ellos, se destacan su habilidad para antagonizar hongos fitopatógenos, estimular el crecimiento de las plantas y mejorar su respuesta de defensa ante patógenos. Estas

características lo hacen altamente eficaz en la protección y promoción de la salud de las plantas en diversas aplicaciones agrícolas (Rakshit et al., 2015).

Una de las propiedades notables de este hongo, es su capacidad para competir eficazmente por el espacio y los nutrientes, aunque esta habilidad puede variar entre especies. Biológicamente adaptado para crecer rápidamente, es capaz de colonizar agresivamente una amplia variedad de sustratos y la rizosfera del suelo (Olmedo et

Recibido: 07/04/2023      Aceptado: 05/10/2023



al., 2014).

Las plantas tienen un mecanismo de defensa basado en la producción de especies reactivas de oxígeno (ROS, por sus siglas en inglés), que dificultan el acceso de patógenos a sus tejidos mediante la generación de estrés oxidativo. Aunque la mayoría de los hongos son sensibles a los niveles elevados de ROS, *Trichoderma* ha evolucionado para soportar estos niveles y competir en la rizosfera. Además, este hongo es resistente a ciertos herbicidas y fungicidas, lo que le permite prosperar en ambientes donde otros hongos no pueden sobrevivir. Este organismo, también desarrolla mecanismos antioxidantes que reducen los niveles de estrés oxidativo en las raíces, aumentando así la tolerancia de las plantas al déficit hídrico y otros estreses abióticos (Meyer et al., 2019; Olmedo et al., 2014).

La antibiosis es un mecanismo de acción característico de *Trichoderma*, e involucra la interacción entre organismos, donde el hongo produce metabolitos secundarios tóxicos capaces de dañar la pared celular de otros microorganismos. Estos metabolitos pueden ser volátiles o no volátiles y tienen la capacidad de inhibir el desarrollo de otros microorganismos sin necesidad de un contacto directo (Infante et al., 2009).

Además de sus mecanismos de competencia y antibiosis, las especies de *Trichoderma* también son capaces de controlar biológicamente a una amplia variedad de hongos mediante el micoparasitismo. Este proceso se lleva a cabo en varias etapas, comenzando con el crecimiento directo del hongo en dirección al patógeno, seguido por el reconocimiento a través de interacciones entre lectinas-carbohidratos entre *Trichoderma* y el patógeno. Después del reconocimiento, las hifas se unen y enrollan alrededor de las hifas del huésped, y finalmente penetran en ellas y degradan su pared celular mediante la producción de enzimas y peptaiboles específicos (Steyaert et al., 2003).

Este hongo biocontrolador produce diversas enzimas que se encargan de la lisis de las paredes celulares de los patógenos, siendo principalmente quitinolíticas, glucósido hidrolasas y  $\beta$ -1,3-

glucanasas (Paredes et al., 2011). La quitina es uno de los componentes más importantes de las paredes celulares de los hongos y es degradada por el glucósido hidrolasas del hongo antagonista, lo que juega un papel clave en el micoparasitismo. La diversidad de enzimas degradadoras de la pared celular es grande y se ha demostrado su eficacia en la inhibición del crecimiento de hifas, la germinación de esporas o el desarrollo de clamidosporas, que son estructuras de resistencia de una amplia gama de hongos patógenos (Harman, 2006).

La capacidad de regular el crecimiento y mejorar la fisiología de las plantas es una cualidad que no todas las especies de *Trichoderma* poseen debido a la complejidad de las relaciones simbióticas que existen entre las plantas y los microorganismos. Estas relaciones están influenciadas tanto por factores ambientales, como la capacidad del hongo para modificar el microbioma del suelo, o reducir el pH, lo que puede aumentar la disponibilidad de nutrientes para las plantas, así como por la respuesta del antagonista en la producción de metabolitos secundarios que pueden actuar como promotores o no del crecimiento vegetal (Alfiky et al., 2021).

### Generalidades de *Trichoderma*

*Trichoderma* es un hongo ampliamente distribuido en diversos ecosistemas, siendo la rizosfera un nicho ecológico común debido a su afinidad por ciertos patógenos como fuente de alimento y los nutrientes liberados por las raíces de las plantas. Este género puede ser aislado en una variedad de campos agrícolas y hortícolas en diferentes zonas climáticas, lo que refleja su prevalencia (Kredics et al., 2014). Este agente de control biológico es uno de los antagonistas más investigados, debido a su habilidad para controlar eficazmente una amplia gama de patógenos vegetales (Marzano et al., 2013).

El género *Trichoderma* se clasifica dentro del Reino Fungi, Filum Ascomycota, Clase Sordariomycetes, Orden Hypocreales, Familia Hypocreaceae. Hasta el año 2020, se habían registrado

375 especies de *Trichoderma*, de las cuales el 96% habían sido cultivadas in vitro y se dispone de secuencias de ADN respaldadas en bases de datos públicas (Cai et al., 2021).

*Trichoderma* exhibe una notable capacidad de adaptación, lo que permite su cultivo en diversos medios sólidos y líquidos. La apariencia de las colonias varía en función de la especie y del medio utilizado, manifestándose en patrones de anillos concéntricos y coloraciones distintas del micelio. En la mayoría de las especies, la parte posterior de las colonias es incolora, beige, amarilla, ámbar o amarillo verdoso, y esto depende tanto de la especie como de las condiciones ambientales. Cabe destacar que estas especies presentan una gran diversidad morfológica (Siddiquee, 2017).

La reproducción asexual de estos hongos se lleva a cabo mediante la formación de esporas o conidios, que son estructuras globulares de color verde con una medida aproximada de 3-5  $\mu\text{m}$ . Asimismo, las clamidosporas funcionan como estructuras de resistencia, y suelen ser gruesas y de coloración verde suave, localizándose de manera intercalada. Los conidióforos presentan ramificaciones perpendiculares o laterales, agrupándose en varios conjuntos, son de color verde y tienen una longitud de 62-69 x 3-4,7  $\mu\text{m}$  aproximadamente. Por último, las fiálides, que suelen encontrarse en pares, son estructuras alargadas y delgadas, con verticilos terminales que pueden incluir hasta cuatro fiálides (Bissett, 1991; Siddiquee, 2017).

*Trichoderma* es capaz de mantener largos períodos de crecimiento vegetativo gracias a la producción abundante de conidios. No obstante, la transición del micelio al conidio es regulada por una combinación de factores que inducen este cambio. Entre estos factores se encuentran las condiciones nutricionales, el pH del ambiente, la producción de metabolitos, la luz y el metabolismo del propio hongo. La conidiciación es un proceso crucial para la supervivencia del hongo, aunque se ha comprobado que la respuesta de los conidios varía significativamente dependiendo

de la adaptación metabólica de cada especie al ambiente (Steyaert et al., 2010).

### **Factores que influyen en el crecimiento y desarrollo de *Trichoderma***

#### ***Temperatura***

La mayoría de las especies de este género desarrollan suficiente biomasa entre los 25-35 °C, aunque hay algunas que soportan temperaturas por encima de los 35 °C. La tasa de crecimiento, así como las características macroscópicas pueden variar entre especies morfológicamente similares, lo que resulta útil al momento de distinguirlas. Por ejemplo, *T. asperellum* cultivada a 28 °C durante 5 días forma 1-2 anillos concéntricos con una densa producción de conidios verdes en el centro; por otro lado, *T. harzianum* bajo las mismas condiciones y con una maduración de 5 días desarrolla 1-2 anillos con pigmentos amarillos (Siddiquee, 2017). La temperatura también influye en la síntesis de ciertas enzimas como la celulasa, que se produce durante la fase de crecimiento exponencial. Se ha encontrado que a altas temperaturas de incubación se podría tener un bajo rendimiento enzimático, siendo la temperatura más óptima los 28 °C (Chandra et al., 2010).

#### ***Humedad***

Uno de los factores más importantes que influyen en el crecimiento de los hongos es el agua. Es uno de los componentes vitales para la actividad enzimática, para su estabilidad y supervivencia (Blackwell, 2011). Una baja humedad inhibe el desarrollo del hongo al no permitir la movilidad de los nutrientes provocando que el micelio tienda a secarse. *Trichoderma* puede crecer con dificultad en ambientes con una humedad igual a 30%, pero se desarrollan de manera óptima en nichos con humedad relativamente elevada entre 70-80%. Este hongo se caracteriza por la producción de conidios adherentes húmedos, por lo que la humedad es vital para la conidiciación, para así asegurar la propagación (Pitt et al., 1997).

### **pH**

El grado de acidez o salinidad del suelo es un parámetro importante para el desarrollo de los microorganismos y algunas cepas de hongos tienen requerimientos específicos. Sin embargo, *Trichoderma* puede adaptarse a diferentes pH ambientales (Kumar, 2013). Existen estudios que demuestran que varias especies de *Trichoderma* presentan un crecimiento óptimo y una gran tasa de esporulación entre valores de 2-7 de pH (Kumar, 2013).

### **Luz**

El desarrollo sexual, la conidiación asexual, así como el metabolismo secundario fúngico son en gran medida una respuesta a los estímulos de la luz. Por otro lado, los hongos también son capaces de desarrollar un mecanismo de protección de sus células cuando se encuentran expuestas a radiaciones potencialmente dañinas, desarrollando metabolitos secundarios en las paredes de las esporas, como la melanina y el caroteno, en señal de respuesta a la radiación ionizante (Watkinson, 2015). En condiciones alternas de luz y oscuridad se desarrollan más fácilmente los anillos concéntricos de conidios que representan un rasgo típico de *Trichoderma*, pero cuando la luz es constante la conidiación se produce de manera continua en la colonia del hongo (Steyaert et al., 2010). En *Trichoderma* la conidiación se induce dentro del rango de longitudes de ondas más sensibles a la luz como los espectros del UV cercano (320-380 nm) y luz azul (380-500 nm) (Steyaert et al., 2010).

### **Factores nutricionales**

En el proceso de formación de conidios es muy importante el balance en la relación de carbono: nitrógeno, ya que de eso dependerá su desarrollo (Kredics et al., 2014). Se ha demostrado que estos hongos pueden asimilar compuestos nitrogenados como aminoácidos, urea, nitritos, amoníaco, etc., pero dependiendo de la especie. En *T. viride* el exceso de nitrógeno favorece el crecimiento micelial, mientras que la limitación

de este favorece la conidiación. En contraste, en *T. asperellum*, *T. atroviride* y *T. pleuroticola* se observa que altas cantidades de nitrógeno promueve la conidiación (Steyaert et al., 2010). Para un buen desarrollo de *Trichoderma* no se requieren grandes cantidades de minerales, sales o vitaminas, solo se necesitan trazas de hierro, magnesio y en algunas especies, el zinc (Kredics et al., 2014). Generalmente, el hongo toma estos elementos de los subproductos que proceden de prácticas agrícolas o agroindustriales, aunque los desechos de compuestos orgánicos también suplen sus necesidades nutricionales y a un bajo costo (Kredics et al., 2014).

### **Compuestos orgánicos volátiles en *Trichoderma***

Los compuestos orgánicos volátiles (COVs) son moléculas formadas por cadenas de átomos de carbono, también conocidas como hidrocarburos, que se vuelven volátiles a temperatura ambiente. Los COVs pueden ser alcoholes, aldehídos, ácidos orgánicos y otros tipos de metabolitos secundarios que se forman en distintos procesos biológicos, como el metabolismo aeróbico, la fermentación anaeróbica o la degradación de ácidos grasos; y según el grupo al que pertenecen poseen propiedades químicas diferentes (Mohd et al., 2021).

El suelo puede actuar como fuente de compuestos orgánicos volátiles ya que muchos de ellos son sintetizados por microorganismos, como bacterias y hongos, que habitan en la rizosfera o en las inmediaciones de las plantas. La producción de COVs también puede utilizarse con fines taxonómicos ya que ciertos compuestos son producidos por especies o grupos filogenéticos específicos (Insam et al., 2010).

Algunos compuestos orgánicos volátiles son capaces de generar enfermedades o cambios fisiológicos negativos en las plantas. Sin embargo, también se ha reportado que los compuestos 2,3-butanodiol, 3-hidroxi-2-butanona y otros ésteres son capaces de generar cambios positivos relacionados a la inducción de la resistencia sistémica de las plantas o a la estimu-

lación del crecimiento de las mismas (Elmassry et al., 2020). Las diversas especies del género *Trichoderma* se caracterizan por la producción de metabolitos secundarios como un sistema de defensa en sus diversos hábitats. Estos metabolitos son sintetizados por diversas vías variando su producción de acuerdo con las condiciones de su entorno. Estos compuestos pueden ser de dos tipos, los compuestos volátiles apolares de bajo peso molecular, en los que se incluyen algunos compuestos aromáticos simples, policétidos, terpenos, derivados de isocianos; o compuestos volátiles polares de elevado peso molecular como los peptaibols, gliotoxina y gliovirina. Todos estos compuestos le otorgan a *Trichoderma* la actividad antimicrobiana frente a levaduras, bacterias y otros hongos fitopatógenos (Hermosa et al., 2014).

En un estudio realizado se determinó que el compuesto 6-pentil-2H-pirano-2-ona, un compuesto orgánico volátil perteneciente al grupo de las pironas simples, aislado de la especie *T. atroviride*, era capaz de inducir el crecimiento de la planta *Arabidopsis thaliana* (Lee et al., 2015). Además, el compuesto mencionado junto con el éster 2-metil-1-propanol y la acetoína identificados en la misma especie de *Trichoderma* por otro grupo de investigación (Elsherbiny et al., 2020), fue capaz de inhibir el crecimiento del fitopatógeno *Phytophthora infestans*, que causa la enfermedad del tizón tardío en las papas, ejerciendo su doble capacidad, como antibiótico esencialmente fungistático y como promotor de crecimiento vegetal..

Se ha indicado que algunos aislamientos de especies más activas poseían un aroma dulce similar a coco y que los cultivos del antagonista presentaban una coloración amarilla, relacionando esa característica con la 6-pentil-2H-pirano-2-ona (Meyer et al., 2019). Además, se ha demostrado que *T. pseudokoningii* produce tricokonin VI, tricokonin VII y tricokonin VIII, tres principales peptaiboles con mayor actividad antifúngica contra *F. oxysporum*, *Ascochyta citrulina* y *Botrytis cinérea* (Shi et al., 2012).

## Conclusión

*Trichoderma* es un organismo versátil que puede ser utilizado en diversos cultivos agrícolas como biocontrolador presentando ventajas comparativas en relación con otros organismos ya que posee diversos mecanismos de acción que incluyen la antibiosis, el micoparasitismo, la competencia por espacio y nutrientes, la producción de enzimas y metabolitos secundarios con actividad antimicrobiana, así como la estimulación de la respuesta de defensa de las plantas ante los patógenos. Por otra parte, a este biocontrolador se suma la producción de compuesto volátiles que también pueden actuar como promotores de crecimiento vegetal. Esto hace de *Trichoderma* un hongo con grandes potencialidades para su aplicación a nivel de campo en diversos rubros agrícolas.

## Contribución de los autores

Todos los autores contribuyeron de manera equitativa en la elaboración de este artículo.

## Conflictos de interés

Los autores declaran no tener conflictos de interés.

## Bibliografía

- Alfiky, A. & Weisskopf, L. (2021). Deciphering trichoderma-plant-pathogen interactions for better development of biocontrol applications. *Journal of Fungi*, 7(1)61: 1-18.
- Bissett, J. (1991). A revision of the genus *Trichoderma*. II. Infrageneric classification. *Canadian Journal of Botany*, 69(11): 2357-2372.
- Blackwell, M. (2011). The fungi: 1, 2, 3 ... 5.1 million species? *American Journal of Botany*, 98(3): 426-438.
- Cai, F. & Druzhinina, I.S. (2021). In honor of John Bissett: authoritative guidelines on molecular identification of *Trichoderma*. *Fungal Diversity*, 107: 1-69.
- Chandra, M., Kalra, A., Sharma, P.K., Kumar, H. & Sangwan, R.S. (2010). Optimization of cellulases production by *Trichoderma citri-*

- noviride* on marc of *Artemisia annua* and its application for bioconversion process. *Biomass and Bioenergy*, 34(5): 805–811.
- Elsherbiny, E.A., Amin, B.H., Aleem, B., Kingsley, K.L. & Bennett, J.W. (2020). *Trichoderma* volatile organic compounds as a biofumigation tool against late blight pathogen *Phytophthora infestans* in postharvest potato tubers. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 68(31): 8163–8171.
- Harman, G.E. (2006). Overview of mechanisms and uses of *Trichoderma* spp. *Phytopathology*, 96(2): 190–194.
- Hermosa, R., Cardoza, R. E., Rubio, M. B., Gutiérrez, S., & Monte, E. (2014). Secondary Metabolism and Antimicrobial Metabolites of *Trichoderma*. Pp. 125–137, in Gupta, V.K., Schmoll, M., Herrera-Estrella, A., Upadhyay, R.S., Druzhinina, I. & Tuohy, M.G. *Biotechnology and Biology of Trichoderma*. Amsterdam: Elsevier. iv + 549 pp.
- Infante, D., Martinez, B., Gonzalez, N. & Reyes, Y. (2009). Mecanismo de acción de *Trichoderma* frente a hongos fitopatógenos. *Revista de Protección Vegetal*, 24(1): 14–21.
- Insam, H. & Seewald, M. (2010). Volatile organic compounds (VOCs) in soils. *Biology and Fertility of Soils*, 46: 199–213.
- Kredics, L., Hatvani, L., Naeimi, S., Körmöczy, P., Manczinger, L., Vágvölgyi, C. & Druzhinina, I. (2014). Biodiversity of the Genus *Hypocrea/Trichoderma* in Different Habitats. Pp. 3–24, in Gupta, V.K., Schmoll, M., Herrera-Estrella, A., Upadhyay, R.S., Druzhinina, I. & Tuohy, M.G. *Biotechnology and Biology of Trichoderma*. Amsterdam: Elsevier. iv + 549 pp.
- Kumar, S., Kumar, R. & Om, H. (2013). Shelf-life of *Trichoderma viride* in talc and charcoal based formulations. *Indian Journal of Agricultural Sciences*, 83(5): 566–569.
- Lee, S., Hung, R., Yap, M. & Bennett, J.W. (2015). Age matters: the effects of volatile organic compounds emitted by *Trichoderma atroviride* on plant growth. *Archives of Microbiology*, 197(5): 723–727.
- Marzano, M., Gallo, A. & Altomare, C. (2013). Improvement of biocontrol efficacy of *Trichoderma harzianum* vs. *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici* through UV-induced tolerance to fusaric acid. *Biological Control*, 67(3): 397–408.
- Meyer, M., Mazarro, S., & Silva, J. C. (Eds.). (2019). *Trichoderma: Uso na agricultura*. Brasilia: Embrapa. 536 pp.
- Mohd, N., Limi, N., Othman, M., Abd, H., Ahmad, F., Uning, R., Ooi, M., Wahab, M., Sahani, M., & Latif, M. (2021). Ambient volatile organic compounds in tropical environments: Potential sources, composition and impacts - A review. *Chemosphere*, 285(131355): 1–12.
- Olmedo, V. & Casas-Flores, S. (2014). Molecular Mechanisms of Biocontrol in *Trichoderma* spp. and Their Applications in Agriculture. Pp. 429–453, in Gupta, V.K., Schmoll, M., Herrera-Estrella, A., Upadhyay, R.S., Druzhinina, I. & Tuohy, M.G. *Biotechnology and Biology of Trichoderma*. Amsterdam: Elsevier. iv + 549 pp.
- Paredes, J., Carrillo, J., Sañudo, J., Allende, R., García, R., Gregori, R. & Labavictch, J. (2011). Enzimas Líticas Producidas por *Trichoderma* spp. y su Correlación con la Inhibición in vitro de Patógenos Causantes de la Pudrición de la Raíz del Garbanzo. *Revista Mexicana de Fitopatología*, 29(1): 73–75.
- Pitt, J.I. & Hocking, A.D. (1997). *Penicillium* and related genera. Pp. 203–338, in Pitt, J.I. & Hocking, A.D. (Eds.). *Fungi and Food Spoilage*. New York: Elsevier. xii + 593 pp.
- Rakshit, A., Singh, H.B. & Sen, A. (2015). *Nutrient use efficiency: From basics to advances*. New Delhi: Springer. xxiii + 417.
- Shi, M., Chen, L., Wang, X.W., Zhang, T., Zhao, P.B., Song, X.Y., Sun, C.Y., Chen, X.L., Zhou, B.C. & Zhang, Y.Z. (2012). Antimicrobial peptaibols from *Trichoderma pseudokoningii* induce programmed cell death

- in plant fungal pathogens. *Microbiology*, 158(1): 166–175.
- Siddiquee, S. (2017). *Practical handbook of the biology and molecular diversity of Trichoderma species from tropical regions*. Cham: Springer. xi + 102 pp.
- Steyaert, J.M., Ridgway, H.J., Elad, Y. & Stewart, A. (2003). Genetic basis of mycoparasitism: a mechanism of biological control by species of *Trichoderma*. *New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science*, 31(4): 281–291.
- Steyaert, J.M., Weld, R.J., Mendoza-Mendoza, A. & Stewart, A. (2010). Reproduction without sex: Conidiation in the filamentous fungus *Trichoderma*. *Microbiology*, 156(10): 2887–2900.
- Watkinson, S.C. (2015). Physiology and Adaptation. Pp. 141–187, in Watkinson, S.C., Boddy, L. & Money, N.P. (Eds.). *The Fungi* (3rd Edition). Amsterdam: Elsevier. xv + 449 pp.