

УДК 582.282: 631.4

4.1.3. Агрохимия, агропочвоведение, защита и карантин растений

БИОЛОГИЧЕСКОЕ РЕГУЛИРОВАНИЕ ЧИСЛЕННОСТИ ПОЧВЕННЫХ ФИТОПАТОГЕНОВ С ПОМОЩЬЮ ГРИБА РОДА *TRICHODERMA*

Ншимиримана Эрик

Аспирант, кафедры Фитопатологии, Энтомологии и Защиты Растений

ericnshimirimana@bk.ru

Немченко Марта Витальевна

Соискатель

marta-hp@mail.ru

ФГБУ «Федеральный центр оценки безопасности и качества продукции агропромышленного комплекса», Москва, Россия

Есипенко Леонид Павлович

Доктор биологических наук, доцент, профессор кафедры Фитопатологии, Энтомологии и Защиты Растений

esipenkol@yandex.ru

Кубанский государственный аграрный университет имени И. Т. Трубилина, Россия, г. Краснодар, ул. Калинина 13

Ризосферные грибы рода *Trichoderma* - ключевой компонент микобиома, обладающий способностью к колонизации на корнях растений. Детальное изучение свойств грибов этого рода, включая метаболическую активность, тип взаимодействия с растениями и другими микроорганизмами, может обеспечить их эффективное использование в сельском хозяйстве. Интерес применения в биоконтроле обусловлен способностью подавлять широкий спектр фитопатогенов. Они действуют через различные сложные механизмы, такие как микопаразитизм, деградация клеточных стенок патогенов, конкуренция за питательные вещества и пространство, а также индуцированность устойчивости растений. Из-за чрезмерного использования химических препаратов чаще отмечается устойчивость патогенов к пестицидам, поэтому основной задачей является разработка альтернативных биологических средств защиты растений. В данном исследовании анализируются особенности грибов рода *Trichoderma*, имеющие важное значение для стимуляции роста растений и биоконтроля патогенов

Ключевые слова: *TRICHODERMA* SPP., МИКОПАРАЗИТИЗМ, ФИТОПАТОГЕН, БИОЛОГИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ, ФИТОГОРМОНЫ; ИНДУКЦИЯ УСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ, КОНКУРЕНЦИЯ

<http://dx.doi.org/10.21515/1990-4665-211-069>

<http://ej.kubagro.ru/2025/07/pdf/69.pdf>

UDC 582.282: 631.4

4.1.3. Agrochemistry, soil science, plant protection and quarantine

BIOLOGICAL REGULATION OF THE NUMBER OF SOIL PHYTOPATHOGENS USING A FUNGUS OF THE GENUS *TRICHODERMA*

Nshimirimana Eric

Postgraduate student of the Department of Phytopathology, Entomology and Plant Protection

ericnshimirimana@bk.ru

Nemchenko Marta Vitalievna

Applicant

marta-hp@mail.ru

Federal State Budgetary Institution Federal Center for Safety Assessment and Quality Control of Agro-Industrial Products, Moscow, Russia

Leonid Pavlovich Esipenko

Doctor of Biological Sciences, Associate Professor, Professor of the Department of Phytopathology, Entomology and Plant Protection

esipenkol@yandex.ru

Kuban State Agrarian University named after I. T. Trublin, 13 Kalinina, Krasnodar, Russia

Rhizosphere fungi of the genus *Trichoderma* are a key component of the mycobiome with the ability to colonize on plant roots. Detailed study of the properties of fungi of this genus, including metabolic activity, type of interaction with plants and other microorganisms, can provide their effective use in agriculture. The interest of biocontrol applications is due to their ability to suppress a wide range of phytopathogens. They act through various complex mechanisms such as mycoparasitism, degradation of pathogen cell walls, competition for nutrients and space, and induced plant resistance. Due to excessive application of chemical pesticides, resistance of pathogens is increasingly noted, so the main task is to develop alternative biological means of plant protection. This study analyzes the characteristics of fungi of *Trichoderma* genus that are important for plant growth stimulation and pathogen biocontrol

Keywords: *TRICHODERMA* SPP., MYCOPARASITISM, HYDROLYTIC ENZYMES, BIOLOGICAL CONTROL, PHYTOHORMONES; PLANT RESISTANCE INDUCTION, COMPETITION

Болезни растений, вызываемые грибковыми и бактериальными патогенами, наносят огромный ущерб сельскохозяйственным культурам во всем мире. В настоящее время химические средства защиты растений, широко используемые в сельском хозяйстве, считаются наиболее эффективными методами в борьбе с фитопатогенами. Регулярное применение химических препаратов вызывает негативное воздействие на безопасность и качество продуктов агропромышленного комплекса, а также на экологическую систему. Применение фунгицидов влияет на активность почвенных процессов, экологическую чистоту среды обитания живых организмов и может привести к интоксикации или развитию хронических заболеваний у людей и животных. В настоящее время использование микроорганизмов, стимулирующих рост растений, в сельском хозяйстве становится более актуальным и перспективным [39]. Стимуляция роста растений с помощью почвенных микроорганизмов может осуществляться как через прямые, так и через косвенные механизмы. К прямым можно отнести выработку веществ нитчатými грибами, которые могут колонизировать корни растений как снаружи, так и внутри, тем самым влияя на рост и развитие растения [46], а к косвенным - подавление патогенов под воздействием микроорганизмов, синтезирующих вещества, ингибирующие рост и развитие этих патогенов, что способствует созданию благоприятных условий для растений [14, 28, 36, 39, 44].

Почвенный микробиом обладает потенциалом для стимуляции роста растений, и это представляет собой перспективное решение в повышении эффективности сельскохозяйственного производства. Известно, что некоторые почвенные микроорганизмы, в том числе грибы, способны растворять различные формы неорганических фосфатов [7, 9]. Среди этих микроорганизмов особенно выделяют гриб рода *Trichoderma*, обитающий в почве в естественных условиях. Этот вид был детально изучен и нашел

применение в качестве активного компонента в биофунгицидах [1, 24]. Гриб р. *Trichoderma* оказывает положительное влияние на рост растений и способен стимулировать защитные механизмы растений, что помогает противостоять фитопатогенам [7, 32, 34]. Биофунгициды или биоудобрения, созданные на основе *Trichoderma* spp., находят широкое применение в различных странах мира [18]. Они представляют перспективное направление в интегрированном сельском хозяйстве для снижения экологических рисков, связанных с нерациональным и зачастую избыточным применением агрохимикатов и пестицидов. Грибы рода *Trichoderma* способствуют увеличению сельскохозяйственного производства, повышению конкурентоспособности и дифференциации продукции, а также снижению затрат производителей. В ближайшие годы микроорганизмы, стимулирующие рост растений, могут стать ключевым инструментом для устойчивого развития современного сельского хозяйства, их применение позволит повысить продуктивность агропромышленного комплекса при одновременном сохранении экологического баланса [6, 8, 9].

Видовой состав *Trichoderma* постоянно растет, что делает таксономию этого рода сложной. Эта классификация, основанная изначально на морфологических критериях, постоянно пересматривается с помощью молекулярной биологии [5,10]. Виды *Trichoderma* можно идентифицировать по морфологическим признакам, в частности по светло-зеленым или белым пигментам и форме ветвящихся конидиофоров. Морфология *Trichoderma* характерна и отличается от вида к виду [16]. Различия по внешним признакам в виде колоний обычно включают цвет, радиальный рост и микроскопический вид (морфология конидий, конидиофоров, фиалид и хламидоспор). Цвет конидий *Trichoderma* обычно тускло-желтоватый, белый, бледный или темно-зеленоватый [37]. Грибы рода *Trichoderma* являются космополитами и широко распространены в

различных экологических нишах, включая наземные и водные экосистемы. Они хорошо адаптируются к различным климатическим условиям [29]. Большинство видов размножается исключительно бесполым путем, при этом обильная споруляция обеспечивает быстрое развитие. Такой образ жизни позволяет репродуктивным структурам оставаться в состоянии покоя. Мицелиальное развитие грибов стимулируется позже, когда появляется соответствующий источник энергии.

Виды *Trichoderma* характеризуются очень быстрым ростом и способностью использовать широкий спектр природных или химических субстратов, хотя их потребности в питании очень низкие [29]. По отношению к растениям *Trichoderma* обычно является сапрофитом и очень редко паразитирует, обитает на корнях растений, а также растительных остатках [23]. Однако некоторые виды являются эндофитами воздушных частей, то есть обитают внутри растений, в частности в стеблях и листьях. Их роль состоит в ослаблении воздействий различных стрессов на растения, включая биотический и абиотический стрессы - за счет выработки фитогормонов, биологически активных веществ и ферментов, которые способствуют повышению иммунитета растений. Некоторые виды рода *Trichoderma* активно развиваются в ризосфере почв в умеренных и тропических климатических зонах. Они легко колонизируют корни растений, на которых обитают.

Впервые о триходерме как об антагонистическом агенте сообщил Р. Вейндлинг в 1932 году, а через несколько лет дейтеромицеты рода *Trichoderma* были успешно использованы в борьбе с *Rhizoctonia solani* на саженцах цитрусовых [43]. Однако сельскохозяйственный потенциал *Trichoderma* оставался нереализованным до конца 1970-х годов, пока другие штаммы этого рода не доказали свою антагонистическую активность против ряда фитопатогенов [19,20]. Внесение спор *Trichoderma* в семена сельскохозяйственных культур для борьбы с болезнями,

передающимися через почву, в качестве замены химических препаратов стало важной сельскохозяйственной альтернативой.

Процесс внесения спор включает несколько этапов:

1. Подготовка семян: семена очищают и обрабатывают фунгицидами для удаления поверхностных патогенов.
2. Смешивание с биопрепаратом: споры *Trichoderma* добавляют к семенам в определенных пропорциях, обычно 10^5 – 10^6 спор на грамм семян.
3. Нанесение на семена: смесь равномерно распределяют по поверхности семян или погружают их в раствор со спорами.
4. Высушивание: семена тщательно высушивают до посадки, чтобы избежать повреждения спор.
5. Посадка: обработанные семена высаживают в почву или субстрат.

Применение данного метода снизило вероятность грибковых заболеваний и увеличило урожайность сельскохозяйственных культур, что привело к росту интереса к биопрепаратам на основе *Trichoderma* в агропромышленности.

Штамм *Trichoderma harzianum* T22 значительно повысил урожайность многих культур, включая пшеницу, кукурузу, огурцы, горох, фасоль и хлопок [22,38]. *Trichoderma* может способствовать улучшению сельскохозяйственного производства, способствуя росту растений, вызывая системную резистентность и воздействуя непосредственно на фитопатогены благодаря своему антагонистическому эффекту [12].

Некоторые виды рода *Trichoderma* проявляют антагонистическую активность в отношении патогенных микроорганизмов и нематод, используя различные механизмы, включая конкуренцию за питательные вещества, микопаразитизм и антибиоз [12]. Более того, некоторые штаммы микроорганизмов способны интенсивно и долго колонизировать

поверхность корней, проникая в эпидермис растений. Этот контакт с растением способствует формированию специфических взаимоотношений, которые обеспечивают растению иммунитет к патогенам. В журнале *Transactions of The British Mycological Society* в 1971 году механизмы действия *Trichoderma* были впервые описаны *in vitro*, где было выявлено наличие микопаразитизма, антибиоза, конкуренцию за питательные вещества и пространство, а также стимуляцию защитных реакций растения [40].

Антагонистическая способность видов *Trichoderma* обеспечивается несколькими генами, кодирующими внеклеточные гидролазы, в том числе эндохитиназы, b-N-ацетилгексоаминидазы, протеазы, хитин-1 [15]. Грибы рода *Trichoderma* способны выделять около 200 вторичных метаболитов, относящихся к различным химическим классам [3]. Среди этих классов выделены пептаболы и полипептиды, которые обычно содержат аминокислоты, обладающие противогрибковыми, антибактериальными и противовирусными свойствами [26]. Внеклеточные ферменты, такие как протеазы, хитиназы и β -глюканазы, обычно вырабатываются для разрушения клеточной стенки патогена [25, 27]. Вторичные метаболиты, продуцируемые *Trichoderma*, играют ключевую роль в механизме антибиоза, действуя как химические компоненты защитного ответа. Некоторые из этих метаболитов необходимы для химической модификации среды корней растений (pH, ионизация и т.д.). Вследствие этого несколько штаммов *Trichoderma* были оценены как эффективные биологические агенты для борьбы с заболеваниями растений грибной и бактериальной этиологии. Грибы рода *Trichoderma* подавляют развитие патогенных микроорганизмов на сельскохозяйственных полях, обеспечивая здоровый рост и продуктивность различных культур [21]. Выявлена способность *T. harzianum* образовывать стерильную зону и ингибировать рост патогена, что объясняется выделением

антибиотических веществ. Отмечено, что этот вид может ограничивать развитие *Fusarium graminearum* на 96 % в тестах *in vitro* и полностью уничтожать симптомы фузариозных початков [36].

В сочетании с прямым действием, как описано выше, *Trichoderma* оказывает также косвенное действие, например, способствует росту растений. Это достигается за счет повышения доступности питательных веществ для растений и стимуляции защитных механизмов [41]. Несколько исследований подтвердили способность *Trichoderma* стимулировать локальную и системную устойчивость к нескольким патогенам. Множество видов сельскохозяйственных культур показали увеличение темпа роста, когда их семена обрабатывались *Trichoderma* в полевых условиях [45, 31]. Одним из наиболее изученных штаммов *Trichoderma*, который значительно стимулирует рост растений нескольких культур, является *T. harzianum* T22 (позже переименованный *T. afroharzianum*) [10, 21]. Гриб улучшает растворимость питательных веществ в почве, делая их доступнее для питания растений [2], а также участвует в стимулировании роста растений с помощью летучих органических соединений. Грибы рода *Trichoderma* способствует повышению эффективности фотосинтеза, что приводит к увеличению продуктивности растений. Стимуляция синтеза пигментов фотосинтеза, таких как хлорофилл увеличивает способность растений к поглощению солнечной энергии. Гриб этого рода также влияет на транслокацию многочисленных минералов: железа, меди, цинка и марганца, которые могут быть недоступны или существовать в формах не усваиваемых растениями, не забывая о регулировании гормонального баланса растений и их стимулировании защитных механизмов.

На базе кафедры фитопатологии, энтомологии и защиты растений Кубанского Аграрного университета им И.Т. Трубилина для изучения патогенеза и особенностей фитопатогенных грибов в условиях почвенно-агроэкологической зоны Западного Предкавказья были проведены

эксперименты как в лабораторных, так и в полевых условиях. В лабораторных экспериментах осуществлялось искусственное заражение семян комплексом фузариозных и сапротрофных грибов. На четвёртый день после посева проростки были инокулированы суспензией конидий патогенов из расчёта 25 мл на 100 проростков, при этом титр суспензии составлял $3 \cdot 10^5$. После инокуляции проростки помещались в свёрток из фильтровальной бумаги и выдерживались до появления третьего листа в условиях, способствующих их росту. Для оценки степени поражения растений использовалась шкала Бенкена А. А. и Хрустовской З. Н. (1977).

Результаты экспериментов показали, что применение биопрепаратов положительно влияет на биометрические показатели семян и растений кукурузы. В частности, на варианте с использованием Триходермина наблюдалось увеличение длины корней на 5,9 см и массы корней на 10,7 г по сравнению с контролем. Также биопрепарат способствовал увеличению высоты растений и массы надземной части.

Инфицирование семян комплексом фузариозно-сапротрофных грибов значительно снижал лабораторную всхожесть кукурузы до 31%, тогда как в контроле этот показатель составлял 88,3%. У 45% зараженных всходов наблюдалось поражение корневой системы.

Таким образом, применение биопрепаратов для предпосевной обработки семян повышает посевные качества и биометрические показатели растений. Наилучшие результаты были получены при использовании комбинации навоза крупного рогатого скота (100 т/га) и Триходермина (2,5 л/т). Грибы рода *Trichoderma* представляют собой мощный инструмент для повышения урожайности и устойчивости растений. Исследования их механизмов действия открывают новые возможности для разработки инновационных методов агротехнологий. Дальнейшие исследования в этой области будут способствовать созданию

новых биопрепаратов, которые помогут решить актуальные проблемы сельского хозяйства и обеспечить продовольственную безопасность.

Взаимодействие *Trichoderma* с растениями и патогенами представляет собой высокодинамичную и многозависимую систему. Детальное знание механизмов взаимодействия *Trichoderma* с растениями и патогенами может значительно повысить эффективность их действия. *Trichoderma* использует несколько сложных прямых и косвенных механизмов биоконтроля, как против биотических стрессов, таких как широкий спектр патогенных микроорганизмов (грибы, бактерии, насекомые и нематоды), так и против абиотических стрессов - неблагоприятных условий окружающей среды. Благодаря полученным в последние годы знаниям о необыкновенных способностях *Trichoderma*, создаются биопрепараты на основе штаммов, оказывающих полное и благотворное воздействие на растения. Такие препараты на основе *Trichoderma* применяются в органическом земледелии для борьбы с болезнями растений различной этиологии, где они имеют все шансы обеспечить полную защиту без использования химических пестицидов. Кроме того, *Trichoderma* может стать основой новых технологий фиторемедиации благодаря своей устойчивости к различным токсичным химическим веществам, как органическим, так и неорганическим, и повысить толерантность растений к стрессовым факторам в условиях ксенобиотического загрязнения. Важно отметить, что эти решения соответствуют идее биологической защиты в современном сельском хозяйстве.

Литература

1. Alekseeva, K. L. Biological protection of tomato from *Fusarium* wilt / K. L. Alekseeva, L. G. Smetanina, & A. V. Kornev // AIP Conference Proceedings – 2019 - 2063. 030001. doi:10.1063/1.5087309
2. Altomare C. Solubilization of phosphates and micronutrients by the plant-growth-promoting and biocontrol fungus *Trichoderma harzianum* Rifai 1295-22 / C. Altomare, W. A. Norvell, T. H. O. M. A. S. Björkman, & G. Harman // Applied and environmental microbiology - 1999- № 65(7) - 2926 - P. 2933.

3. Andrabi S. A. Iduna protects the brain from glutamate excitotoxicity and stroke by interfering with poly (ADPribose) polymer-induced cell death / S. A. Andrabi, H. C. Kang, J. F. Haince, Y. I. Lee, J. Zhang, Z. Chi. & V. L. Dawson // *Nature medicine* -2011-№17(6) - P. 692-699 .
4. Bisby G.R. *Trichoderma viride* Pers. ex Fries, and notes on *Hypocrea* / G.R. Bisby // *Trans. Br. Mycol. Soc* – 1939- № 23- P.149-168.
5. Bissett J. A revision of the genus *Trichoderma*. II. Intrageneric classification. / J. Bissett // *Can. J. Bot* - 1991a. - № 60 - P.2357-2372.
6. Chagas Junior A.F. Efficiency of *Trichoderma asperellum* UFT 201 as plant growth promoter in soybean / A.F. Chagas Junior, L.F.B. Chagas, L.O. Miller, J.C. Oliveira // *African Journal of Agricultural Research* - 2019a - № 14(5)- P. 263-271.
7. Chagas L.F.B. Phosphate solubilization capacity and indole acetic acid production by *Trichoderma* strains for biomass increase on basil and mint plants / L.F.B. Chagas, A.F. Chagas Junior, H.G. Castro // *Brazilian Journal of Agriculture* - 2017a - № 92(2) - P. 176-185.
8. Chagas, L.F.B. *Trichoderma* na promoção do crescimento vegetal / L.F.B. Chagas, A.F.C. Chagas Junior, L.P. Soares, R.R. Fidelis// *Revista de Agricultura Neotropical* - 2017b - № 4(3) – P. 97-102. <https://doi.org/10.32404/rean.v4i3.1529>
9. Chagas, L.F.B. Efficiency of *Trichoderma* spp. as a growth promoter of cowpea (*Vigna unguiculata*) and analysis of phosphate solubilization and indole acetic acid synthesis / L.F.B. Chagas, H.G. Castro, B.S.O. Colonia, M.R. Carvalho Filho, L.O. Miller, A.F. Chagas Junior // *Brazilian Journal of Botany* - 2016a - № 38(4) – P.1-11 .
10. Chaverri, P. Systematics of the *Trichoderma harzianum* species complex and the re-identification of commercial biocontrol strains / P. Chaverri, F. Branco-Rocha, W. Jaklitsch, R. Gazis, T. Degenkolb & , G. J. Samuels// *Mycologia* - 2015- №107(3) – P.558-590.
11. Chaverri, P. *Hypocrea/Trichoderma* (Ascomycota, Hypocreales, Hypocreaceae): Species with green ascospores / P. Chaverri and G.J. Samuels // *Stud. Mycol* – 2004 - № 48 – P.1-116.
12. Contreras-Cornejo, H.A. Ecological functions of *Trichoderma* spp. and their secondary metabolites in the rhizosphere : interactions with plants/ H.A. Contreras-Cornejo, L. Macías-Rodríguez, E. Del-Val, J. Larsen // *FEMS Microbiology Ecology* -2016 - № 92 - P.1-17.
13. Culture studies of *Hypocrea* and *Trichoderma* II. *H. aureoviridis* and *H. rufa* f. *sterilis* f. nov. / M.A. Rifai and J. Webster // *Trans. Br. Mycol. Soc* – 1966 - № 49 – 296 P.
14. Das, T. In vitro compatibility study between the *Rhizobium* and native *Trichoderma* isolates from lentil rhizospheric soil / T. Das, S. Mahapatra, S. Das // *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences* -2017 - № 6(8) – P.1757-1769.
15. Druzhinina, I. S. *Trichoderma*: the genomics of opportunistic success / I. S. Druzhinina, V. Seidl-Seiboth, A.Herrera-Estrella, B. A. Horwitz, C. M Kenerley, E. Monte, & C. P. Kubicek // *Nature reviews microbiology* – 2011 - № 9(10) – P.749-759.
16. Druzhinina, I. S. The first 100 *Trichoderma* species characterized by molecular data / I. S. Druzhinina, A. G. Kopchinskiy, & C. P. Kubicek // *Mycoscience* – 2006 - № 47(2) – P.55-64.
17. Druzhinina, I. An oligonucleotide barcode for species identification in *Hypocrea* and *Trichoderma* / I. Druzhinina, A. Koptchinski, M. komon, J. Bisset, G. Szakacs, C.P. Kubicek // *Fungal Genetics and Biology* – 2005- № 42 – P. 813-828.
18. Egamberdieva, D. Endophytic bacteria improve plant growth, symbiotic performance of chickpea (*Cicer arietinum* L.) and induce suppression of root rot caused by

Fusarium solani under salt stress / D. Egamberdieva, S.J. Wirth, V.V. Shurigin, A. Hashen, E.F.A. Allah // *Frontiers in Microbiology* – 2017- № 8 – P.1-13.
<https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.01887>

19. Elad, Y. *Trichoderma harzianum*: A biocontrol agent effective against *Sclerotium rolfsii* and *Rhizoctonia solani* / Y. Elad, I. Chet & J. Katan // *Phytopathology* - 1980 - № 70(2) – P.119-121.

20. Hadar, Y. Biological control of *Rhizoctonia solani* damping-off with wheat bran culture of *Trichoderma harzianum* / Y. Hadar, I. Chet & Y. Henis // *Phytopathology* – 1979 - № 69 – P. 64-68.

21. Harman, G. E. *Trichoderma* - not just for biocontrol anymore / G.E.Harman // *Phytoparasitica* – 2011 - № 39(2) – P.103-108.

22. Harman, G. E. Combining effective strains of *Trichoderma harzianum* and solid matrix priming to improve biological seed treatments / G. E. Harman, A. G. Taylor & T. E. Stasz // *Plant Disease* -1989 - № 73(8) – P.631-637.

23. Howell, C. R. Mechanisms employed by *Trichoderma* species in the biological control of plant diseases: the history and evolution of current concepts / C. R. Howell // *Plant disease* – 2003- № 87(1) – P.4-10.

24. Karaoglu, S. Characterization of local *Trichoderma* sp. as potential bio-control agents, screening of *in vitro* antagonistic activities and fungicide tolerance / S. Karaoglu, A. Bozdeveci, N. Pehlivan, // *Journal of Biology and Chemistry* – 2018 - № 46(2) – P. 247-261.

25. Kubicek, C. P. Comparative genome sequence analysis underscores mycoparasitism as the ancestral life style of *Trichoderma* / C. P. Kubicek, A. Herrera-Estrella, V. Seidl-Seiboth, D. A. Martinez, I. S. Druzhinina, M. Thon, & I. V. Grigoriev // *Genome biology* – 2011 - № 12(4) – P.1-15.

26. Kubicek, C. P. Facts and challenges in the understanding of the biosynthesis of peptaibols by *Trichoderma* / C. P. Kubicek, M. Komoń Zelazowska, E. Sándor, & I. S. Druzhinina // *Chemistry & biodiversity* - 2007 - № 4(6) – P.1068-1082.

27. Lorito, M. Chitinolytic enzymes produced by *Trichoderma harzianum*: antifungal activity of purified endochitinase and chitobiosidase / M. Lorito, G. E. Harman, C. K. Hayes, R. M. Broadway, A. Tronsmo, S. L. Woo, & A. Di Pietro // *Phytopathology* -1993 - № 83(3) – P. 302-307.

28. Mendoza-Mendoza, A. Molecular dialogues between *Trichoderma* and roots: role of the fungal secretome / A. Mendoza-Mendoza, R. Zaid, R. Lawry, R. Hermosa, E. Monte, B.A. Horwitz, P.K. Mukherjee // *Fungal Biology Reviews* – 2018 - № 32(2) – P. 62-85.

29. Morphology and Identification of *Trichoderma*. In: Kubicek CP, Harman GE, editors / W. Gams, J. Bissett // *Trichoderma and Gliocladium*. Vol. 1. Basic Biology, Taxonomy and Genetics. London: Taylor and Francis Ltd. -1998- P. 3334.

30. Okuda, T. Correlation between Species of *Trichoderma* and Production Patterns of Isonitrile Antibiotics / T. Okuda, A. Fujiwara & M. Fujiwara // *Agricultural and Biological Chemistry* – 1982 - № 46 (7) – P.1811–1822.
<https://doi.org/10.1080/00021369.1982.10865345>

31. Ortuño, N. The use of secondary metabolites extracted from *Trichoderma* for plant growth promotion in the Andean highlands / N. Ortuño, J. A. Castillo, C. Miranda, M. Claros & X. Soto // *Renewable Agriculture and Food Systems* – 2017 - № 32(4)- P. 366-375

32. Poole, P. Rhizobia: from saprophytes to endosymbionts / P. Poole, V. Ramachandran & J. Terpolilli // *Nature Reviews Microbiology* – 2018 - № 16(5) – P. 291 – 303. Doi :10.1038/nrmicro.2017.171

33. Rifai, M.A. A revision of the genus *Trichoderma* / M.A. Rifai // Mycol. - 1969 - № 116 – P. 1-56.
34. Rubio, M.B. The combination of *Trichoderma harzianum* and chemical fertilization leads to the deregulation of phytohormone networking, preventing the adaptive responses of tomato plants to salt stress / M.B. Rubio, R. Hermosa, R. Vicente, F.A. Gómez-Acosta, R. Morcuende, E. Monte, W. Bettiol // *Frontiers in Plant Science* - 2017 - № 8 (294) – P.1-14.
35. Samuels, G.J. *Trichoderma*: Systematics, the sexual state, and ecology / G.J. Samuels // *Phytopathology* – 2006 - № 96 – P.195-206.
36. Saravanakumar, K. Effect of *Trichoderma harzianum* on maize rhizosphere microbiome and biocontrol of *Fusarium* Stalk rot/ K. Saravanakumar, Y. Li, C. Yu, Q. Q. Wang, M. Wang, J. Sun & J. Chen, // *Scientific reports* – 2017 - № 7(1) – C.1-13.
37. Shah, S. Cultural and morphological characterization of *Trichoderma* spp. associated with green mold disease of *Pleurotus* spp. in Kashmir / S. Shah, S. Nasreen, & P. A. Sheikh // *Research Journal of Microbiology* – 2012 - № 7(2) – 139 P.
38. Stasz, T. E. Protoplast preparation and fusion in two biocontrol strains of *Trichoderma harzianum* / T. E. Stasz, G. E. Harman & N. F. Weeden // *Mycologia* -1988 - №80(2)- P.141-150.
39. *Trichoderma* e seus mecanismos de ação para o controle de doenças de plantas. In: Meyer M.C., Mazaro S.M., Silva J.C. *Trichoderma* / B.H. Monte, E. Bettiol, R. Hermosa // *Uso na Agricultura* – 2019 - № 81-199 P. Brasília: Embrapa.
40. Tseng, S. C. Proteomic study of biocontrol mechanisms of *Trichoderma harzianum* ETS 323 in response to *Rhizoctonia solani* / S. C. Tseng, S. Y. Liu, H. H. Yang, C. T. Lo & K. C. Peng // *Journal of agricultural and food chemistry* – 2008 - № 56(16) – P. 6914-6922.
41. Vos, C. M. The toolbox of *Trichoderma* spp. in the biocontrol of *Botrytis cinerea* disease / C. M. Vos, K. De Cremer, B. P. Cammue, & B. De Coninck // *Molecular plant pathology* - 2015- №16(4) – P. 400-412.
42. Webster, J. Culture studies on *Hypocrea* and *Trichoderma* IV. *Hypocrea pilulifera* sp. nov. / Webster J. and M. Rifai// *Trans. Br. Mycol. Soc* – 1968 - № 51 – P. 511-514.
43. Weindling, R. Experiments in the control of *Rhizoctonia* damping-off of citrus seedlings / R. Weindling & H. Fawcett // *Hilgardia* -1936 - № 10(1) – P. 1-16.
44. Woo, S.L. Microbial consortia: promising probiotics as plant biostimulants for sustainable agriculture / S.L. Woo, O. Pepe // *Frontiers* – 2018 - № 9 (1801) – P. 1-6 C.
45. Yedidia, I. Effect of *Trichoderma harzianum* on microelement concentrations and increased growth of cucumber plants / I. Yedidia, A. K. Srivastva, Y. Kapulnik, & I. Chet // *Plant and soil* – 2001- № 235(2) - P. 235-242.
46. Zeilinger, S. Secondary metabolism in *Trichoderma* – Chemistry meets genomics / S. Zeilinger, S. Gruber, R. Bansal & P. K. Mukherjee // *Fungal Biology Reviews* - 2016 - № 30(2) – P.74 –90.