

МИКОФИЛЬНЫЕ ГРИБЫ В БИОТЕХНОЛОГИИ ФУНГИЦИДНЫХ ПРЕПАРАТОВ

В работе обсуждается современное состояние изучения микофильных грибов – продуцентов метаболитов, обладающих фунгицидным спектром действия. Показана перспектива использования явления микопаразитизма в сельскохозяйственной практике.

Ключевые слова: микофильные грибы, фунгициды, антибиотики, литические ферменты, естественные антагонисты фитопатогенных грибов.

В связи с тенденцией развития экологически безопасных способов защиты растений от болезней, вызванных фитопатогенными грибами, внимание исследователей направлено на микофильные микроорганизмы, подавляющее большинство представителей которых выступают в качестве естественных антагонистов фитопатогенных грибов и продуцентов антибиотических веществ с фунгицидным спектром действия [81], [93].

Микофильные грибы – это экологическая группа микроскопических грибов, отличительной особенностью которых является способность использовать в качестве субстрата питания другие грибы, в том числе и фитопатогенные. Известно более 2000 видов микопаразитов, среди которых встречаются представители различных систематических групп грибов [1], [32], [34], [80], [81], [84].

Многочисленные литературные данные свидетельствуют о том, что одним из необходимых условий освоения грибных субстратов микопаразитами является их способность образовывать антибиотические вещества с широким антигрибным спектром действия и экстрацеллюлярные ферменты [17], [23], [24], [46], [47], [48], [82], [83], [92].

Среди микофильных грибов различают две физиологические группы – это биотрофы (сбалансированные микопаразиты) и некротрофы (деструктивные микопаразиты). Известно, что большинство микофилов относится к группе некротрофов и к паразитам смешанного типа. Некротрофы имеют широкий круг грибов хозяев, не образуют специализированных абсорбтивных структур типа гаусторий или контактных клеток. Представители некротрофных паразитов хорошо растут на обыч-

ных питательных средах в лабораторных условиях. Поэтому они представляют большой интерес с точки зрения разработки биологических методов борьбы с микроскопическими грибами – паразитами растений [19], [20], [21], [23], [24], [36].

Большой вклад по выяснению возможности использования микофильных грибов в биологическом способе защиты растений в качестве естественных антагонистов фитопатогенных грибов внесли Barnett H.L [69]; Федоринчик Н.С. [58]; Курахтанова Т.И. [23]; Лернер Л.Е. [24]; Рудаков О.Л. [34]; Сидорова И.И. [35], [36], [37]; Жлоба Н.М. [17]; Столбова [39], [40]; Harman G.E. [85], [86], [87]; Громовых Т.И. [13]; Коломбет Л.В. [19], [20], [21], [22].

Как и в более ранних исследованиях, в последние годы большое внимание направлено на микофильные грибы рода *Trichoderma* [2], [4], [12], [13], [30], [38], [64]. Перспективными для борьбы с возбудителями стеблевой ржавчины пшеницы, корневых гнилей древесных пород, мучнистой росы, со склеротииозом растений оказались *Cladobotryum varium*, *Dareula filum*, *Peniophora gigantea*, *Coniothrium minitans*, *Ampelomyces ces. ex.schlecht* *Trichotecium roseum*, *Gliocladium roseum*, *Verticillium hemileiae* [17], [33], [39], [40], [91].

В настоящее время разработана схема поиска новых продуцентов антибиотически активных веществ у микофильных грибов, которая включает изолирование микроорганизма из природной популяции, подбор условий культивирования в лабораторных условиях, определение спектра биологического действия, подбор методов выделения, очистки образуемых метаболитов и их идентификацию, создание промышленного препарата.

Биосинтез антибиотиков является видоспецифичным физиологическим признаком, однако микроорганизм может изменять свой обмен и биосинтез антибиотиков в зависимости от состава питательной среды и других условий культивирования [16].

В литературе имеются многочисленные сообщения, свидетельствующие о зависимости биосинтеза антибиотиков у микофильных грибов от источника азота в среде культивирования [9], [14], [26], [27], [28], [61]. Для большинства микофильных грибов, обладающих высокоактивными комплексами протеаз, показана способность к образованию антибиотиков на средах с органическими источниками азота [51], [52], [60], [62], [63], [89]. Предполагают, что данные сложные соединения обеспечивают микофильные грибы не только азотом, а также набором витаминов, аминокислотами, углеродом, фосфором [12], [26], [30]. Из источников минерального азота, как правило, продуцентами лучше усваиваются аммонийные формы [12], [25], [54], [71]. Исследование продуцента трихотецина *Trichothecium roseum* LK на средах с различными аммонийными источниками азота показало, что наиболее благоприятным является виннокислый аммоний, в то время как сульфат аммония оказывал отрицательное действие на синтез антибиотика. По мнению некоторых авторов, это связано с кислотностью среды в результате накопления анионов серной кислоты. В научно-исследовательской литературе описаны среды, в состав которых входят минеральные источники азота в виде смеси аммонийной и нитратной форм, а также среды, в которых используются аминокислоты с добавлением аммонийных форм азота [28]. Большое внимание уделяется концентрации азота в среде, что свидетельствует о значимости этих параметров для биосинтеза антибиотиков [55], [65], [98]. Изучение образования трихотецина и трихотекола в процессе культивирования *Trichothecium roseum* на синтетической среде показало, что количественное соотношение их меняется в зависимости от концентрации азота в среде: преимущественное образование трихотецина отмечается при более низких концентрациях азота [12], [28].

Источники углерода имеют первостепенное значение в питании микроорганизмов и для биосинтеза ими антибиотиков [55], [63], [90]. Сравнение различных источников углерода и

их влияние на биосинтез пенициллина, цефалоспоринона С и энниатина показало, что глюкоза снижала антибиотическую активность в 6–9 раз [76], [77]. Установлено, что увеличение концентрации глюкозы до 6 % с начала процесса ферментации приводит к катаболическому ингибированию биосинтеза цефалоспоринона С, в то время как при добавочном введении глюкозы до 4% через 72 часа роста не отмечалось снижения биосинтеза антибиотика [25], [79].

Большое значение на рост и антибиотикообразование оказывает правильный подбор источников углерода и азота и их количественное соотношение. При правильно подобранных соотношениях углерода к азоту рН культуральной жидкости соответствует тому интервалу величин, при котором биосинтез антибиотика идет наиболее интенсивно.

Существует прямая зависимость между биосинтетической активностью микофилов - продуцентов антибиотиков и условиями культивирования продуцентов [8], [18], [22], [31], [39], [40], [41], [53], [56]. В литературе имеются данные о влиянии ионов Fe^{2+} , Mg^{2+} , Mn^{2+} на синтез антибиотиков микроскопическими грибами [57].

Характерная особенность антибиотиков, образуемых грибами - преобладающий циклический (гетероциклический) тип строения. В медицинской и сельскохозяйственной практике наибольший интерес представляют пенициллины и некоторые его производные, цефалоспорины, некоторых трихотецины, триходермины, фумагиллины, гризеофульвины, циклоспорины, фузидины и другие антибиотиков, относящиеся к различным классам химических соединений: β -лактамам, терпенам, пептидам, хинонам, макролидам, аминогликазидам, депсипептидам, полипептидам. В качестве примера антибиотиков, имеющих конденсированные гетероциклы, являются кордицепин и офеокоордин, вырабатываемые видами микофильного гриба рода *Cordyceps*. К антибиотикам с одним пятичленным гетероциклом относятся антибиотик гризеофульвин, образуемый некоторыми видами грибов рода *Penicillium*. Антибиотик цефалоспорин С был выделен из гриба *Acromonium chrisogenum*. По химической структуре принадлежит к группе β -лактамных соединений [16].

Полипептидные антибиотики, образуемые *Emericellopsis microspora* (эмеримицины II, III, IV) и *Trichoderma reesei* получены экстрак-

цией этилацетатом и метанолом и разделены при помощи колоночной хроматографии с использованием в качестве носителя силикагеля [66], [72]. Экстракцией хлороформом из гриба *Nyromyces lactifluorum* выделен антрахиноновый антибиотик скирин [88]. Описаны также вортманин из *Penicillium fusiculosum*, стеригмоцестин из *Monicillium nardinii*, бикаверин *Fusarium oxysporium* [67], [68], [70], [71], [99]. Из мицелия видов *Nyromyces rosellus* Alb., *Nyromyces lactifluorum* и *Nyromyces trichotecoides* экстракцией органическими растворителями выделены антибиотики, различные по химическому строению: макролидный, циклический монотерпеноидный розеллизин и эмодин [91], [97], [98], [99].

В последние годы в культурах микофильных грибов различных штаммов обнаружены новые антибиотики. Из фильтрата культуральной жидкости трех штаммов *Nyromyces rosellus* выделены и методами спектрального анализа идентифицированы гетероциклические соединения – производные диоксана и диоксалана, содержащие триазол и дихлорфенильные группы, обладающие фунгицидным и ростстимулирующим эффектом [10], [11].

С синтезом гидролитических ферментов у микофилов, как правило, связывают способность грибов лизировать гифы живых грибов, поскольку β -1,3-1,4-1,6-глюканы и хитин являются преобладающими компонентами клеточной стенки многих грибов [85], [86], [87]. Установлено, что в лизисе клеточной стенки грибов принимают участие также протеазы, поскольку хитин и β -1,3-1,4-1,6-глюканы формируют фибриллы и структуры матрикса клеточной стенки в комплексе с белками [24], [34], [43], [44], [45], [46], [47], [48], [83]. По мнению некоторых учёных, существует взаимосвязь между гидролитическими ферментами, выделяемыми микофилами, и составом клеточной стенки гриба-хозяина [17]. Такие ферменты микопаразитов вместе с антибиотиками, составляют арсенал факторов агрессивности микофильных организмов, позволяющий им завоевать экологическую нишу и отстоять в ней свое место, а также вместе с другими внеклеточными ферментами обеспечивают их источниками энергии и питания [29], [45], [46]. По механизму действия на субстрат ферменты β -1,3-1,4-1,6-глюканазы классифицированы как эндо-1,3- β -глюканазы

(КФ 3.2.1.6 и КФ 3.2.1.39) и экзо-1,3- β -глюканазы (КФ 3.2.1.58). Хитиназы (КФ 3.2.1.14) – это ферменты, катализирующие деградацию хитина, отщепляя хитоолигосахариды длиной в 2-6 N-ацетилглюкозаминовых остатков. Известно, что на образование ферментов миколитического комплекса влияют различные условия культивирования. Синтез эндо-1,3- β -глюканаз и экзо-1,3- β -глюканаз, также хитиназ в культурах микофилов может быть либо конститутивным, либо индуцибельным. Индуцибельные ферменты синтезируются клеткой только в присутствии индуктора. Конститутивные ферменты синтезируются независимо от присутствия или отсутствия соответствующих субстратов. Способность микофильных грибов, принадлежащих к родам: *Aspergillus*, *Penicillium*, *Trichoderma*, *Sporotrichum*, *Mucor* синтезировать хитиназу на трудноусвояемых источниках углерода предполагает индуцируемую природу его биосинтеза [17]. Образование 1,3- β -глюканаз в культуре микофильного гриба *Trichoderma viride* отмечено на всех углеродных источниках, за исключением глицерина. Способность микофильного гриба синтезировать 1,3- β -глюканазы и 1,6- β -глюканазы на различных источниках углерода дает основание предположить конститутивную природу биосинтеза этих ферментов [29].

Наиболее изученными микопаразитами являются различные виды *Acromonium*, *Trichoderma*, *Trichotecium*, *Gliocladium* [5], [6], [36], [35], [58]. В качестве потенциальных антагонистов описаны также *Ampelomyces quisqualis*, *Coniothyrium minitans*, *Fusarium oxysporum*, *Laetisaria arvalis*, *Monicillium nordinii*, *Pythium nunn*, *Talaromyces flavus*, *Sporidesmium sclerotivorum* и *Nyromyces* [24], [67], [68], [69], [70].

В связи с длительным применением в сельском хозяйстве синтетических органических фунгицидов наблюдается тенденция к уничтожению полезной почвенной микрофлоры и, как следствие, массовые заселения почв фитопатогенными грибами, снижение плодородия почв, нарушение питания растений. Микофильные грибы, подавляя плотность фитопатогенной популяции, способны пополнить недостающий баланс почвенных микроорганизмов, что в конечном итоге приводит к повышению плодородия и снижению заболеваний растений, вызываемых фитопатогенами [64], [85], [86], [91].

Список литературы:

1. Акулов А.Ю., Мальшева В.Ф., Ордынец А.В. Новые для Украины виды микофильных грибов. //Микол. и фитопатол., 2010. – Т. 44. – вып. 6. – С. 501–506.
2. Александрова А.В. Грибы рода *Trichoderma* Pers.: Fr. Таксономия, географическое распространение и экологические особенности: автореферат дис. канд. биол. наук. М.: МГУ, 2000. – 20 с.
3. Александрова А.В., Великанова Л.Л., Сидорова И.И. Исторический обзор и современная система рода *Trichoderma* Pers.: Fr. (Eumycota, Deuteromycotina, Nuyromycetes) //Микол. и фитопатол., 2004. – Т. 38. – Вып. 1. – С. 3–19.
4. Александрова А. В. Великанов Л. Л., Сидорова И. И., Сизова Т.П. Влияние гриба *Trichoderma harzianum* на почвенные микромицеты // Микол. и фитопатол., 2006. – Т. 34. – вып. 3. – С. 68–77.
5. Алимова Ф.К. Промышленное применение грибов рода *Trichoderma*. – Казань: УНИПРЕСС ДАС, 2006. – 268 с.
6. Аспите, А.Ф. Швинка Ю.Э., Стрикаускас С.В. Использование триходермина для защиты растений от фитопатогенных микромицетов //Вест. с.- х. науки. 1981. – № 9. – С. 114–118.
7. Бартошевич Ю.Э., Новак М.И., Юдина О.Д., Сазыкин Ю.О., Белявская И.В., Грязнова Н.С., Петюшенко Р.М., Перцовская Н.В., Неклюдов А.Д. Влияние углеводной катаболитной репрессии на накопление и внутриклеточное распределение метионина у *Aspergillum chrysogenum* – продуцента цефалоспорина С. //Антибиотики, 1985. – № 6. – С. 410–414.
8. Беккер З.Э., Дмитриева СВ., Борисова Т.Г., Туркова З.А., Лисина Е.С., Чаплина Л.Б. Особенности развития грибов-продуцентов различных антибиотических и антибиотических веществ. //Микробиология.– 1965.– Т. 3. – № 4. – С. 653.
9. Билай Т.И., Загоронец Л.А., Богомолова Л.А., Мотышко Т.Я. Влияние различных соотношений углерода и азота в питательной среде на рост и метаболизм *Fusarium moniliforme* шт.280. //Микол. и фитопатол., 1974. – Т. 8. – № 3. – С. 117–186.
10. Буракаева А.Д., Карпова Г.В. Новый антифунгальный антибиотик, продуцируемый *Nuyromyces rosellus* ВПКМ F-242 и фенотипически близкими штаммами. //Вестн. Оренбург. гос. универ., 2011. – №12.– С. 323–324.
11. Буракаева А.Д. Влияние внеклеточных метаболитов микофильного гриба *Nuyromyces rosellus* на рост и развитие растений пшеницы /В сб. статей «Наука вчера, сегодня, завтра» по материалам УП междунар. заоч. науч.-практич. конф. 11 декабря 2013 г. – С. 29–35.
12. Гринько, Н.Н. Биотехнологические аспекты культивирования штамма *Trichoderma harzianum* Rifai ВКМ Б-2477Д // Вестн. Российск. акад. сельскохоз. наук, 2004. – № 1. – С. 57–61.
13. Громовых Т.И. Фитопатогенные микромицеты сеянцев хвойных в Средней Сибири: видовой состав, экология, биологический контроль: дисс. на соискание ученой степени д-ра биол. наук. Красноярск. – 2002. – 334 с.
14. Губанов Г.Я., Бредихина А.И., Собиоров Б.Г., Шадманова М. Рост и развитие гриба *Verticillium dahlia* Kleb. при наличии в среде различных источников азотного питания. //Микол. и фитопат., 1985. – Т. 19. – вып. 1. – С. 58–62.
15. Давыдова Е.П., Рудаков О.Л., Гановская Л.А. Получение спор микофильных грибов р. *Ampilomyces cex. ex. schlecht* при глубинном выращивании. // Микол. и фитопат. – 1985. – Т. 19. – № 1. – С. 9–11.
16. Егоров Н.С. Основы учения об антибиотиках. М.: Высш. шк., 2004. – 525 с.
17. Жлоба Н.М. Экстрацеллюлярные гидролитические ферменты микофильных грибов и их роль в микопаразитизме: автореф. дисс. канд.биол.наук. М., 1985.– 23 с.
18. Иванова И.И., Гужова Э.П., Бурденко Л.Г. Влияние посевного материала на биосинтез целлюлолитических ферментов *Asp.terreus* //Прикл. биохим. и микробиол. – 1980. – Т. 16, № 1. – С. 60.
19. Коломбет, Л.В. Защита растений в третьем тысячелетии: где химия встречается с экологией // Агро XXI. – 1999. – № 10. – С. 3–5.
20. Коломбет, Л.В., Дианова О.В. Поиск штамма гриба рода *Trichoderma*, эффективного против болезней зерновых культур // Матер. междунард. науч.-практ. конф.: Производство и применение биологических средств защиты растений от вредителей и болезней, 12-16 сент. 1994 г., Одесса. – С. 141.
21. Коломбет Л.В., Жиглецова С.К., Дербышев В.В., Ужов Д.В., Косарева Н.И., Быстрова Е.В. Микофунгицид – препарат на основе *Trichoderma viride* для борьбы с болезнями растений. //Приклад. биохим. и микробиол. – 2001. – Т. 37. – № 1.– С. 110–114.
22. Коломбет Л.В. Научное обоснование и практическая реализация технологии создания грибных препаратов для защиты растений от болезней: автореф. дисс. докт. биол. наук. М. – 2006 г. – 42 с.
23. Курахтанова Т.И. Исследование противогрибной антибиотической активности некоторых микофильных грибов: автореф. дисс.канд.биол.наук.– М. – 1972. – 22 с.
24. Лернер Л.Е. Биологическая активность микофильных грибов и их взаимодействие с грибами в культуре: автореф. дисс. канд. биол. наук.– М. – 1977. – 22 с.
25. Лурье Л.М., Барташевич Ю.Э., Левитов М.М. Некоторые особенности биосинтеза цефалоспорина С на синтетической среде. //Антибиотики, 1980. – № 5. – С. 3–8.
26. Максимова Р.А., Хуратова Б.Г., Силаев А.Б. Изучение биосинтетических особенностей при изменении соотношения углеродного и азотного питания. //Науч.докл. Высш. школы. сер. биол. науки, 1969.– № 6. – С. 97–101.
27. Максимова Р.А., Силаев А.Б., Пальмова Н.П. Биологические особенности несовершенного гриба *Trichothecium roseum* – продуцента трихотецина. //В сб.: «Антибиотики и их продуценты», М. – 1975. – С. 232 – 236.
28. Максимова Р.А., Хуратова Б.Г., Петрыкина Е.И., Лейкина М.И., Синтез сексвитерпеновых метаболитов в культуре *Trichothecium roseum* LK. Ex.Fr. // Научн.докл. высш. школы, сер. биол. науки, 1985. – № 6. – С. 96–99.
29. Маркович Н.А., Кононова Г.Л. Литические ферменты *Trichoderma* и их роль при защите растений от грибных болезней (обзор) //Прикл. биохим. и микробиол. – 2003. – Т. 39. – № 4. – С. 389–400.
30. Махова Е. Г. Культивирование грибов рода *Trichoderma* на лигноуглеводных субстратах и получение биопрепарата: автореф. дисс. канд. биол. наук. – Красноярск, 1977. – 22 с.
31. Минаева Т.А., Максимова Р.А. Влияние возраста и фазы посевного мицелия на рост и биосинтетическую активность гриба *Trichothecium roseum*. //Прикл.биохим. и микробиол. – 1982. – Т. 18. – вып. 2. – С. 186–190.
32. Михал И., Цицак И., Цицак А., Бучинова К. Распространение, экология и таксономические заметки к видам родов *Nuyromyces* и *Nectinia* (Nuyroscreales) в Словакии. //Микол. и фитопатол. – 2007. – Т. 41. – № 3. – С. 242–251.
33. Негруцкий С.Я. Использование гриба *Peniophora gigantea* mass. для биологической защиты насаждений от *Fomitopsis annosa* (Fr) Karst – возбудителя корнев. губки. //Микол. и фитопат. – 1975. – Т. 9. – № 3. – С. 231–235.
34. Рудаков О. Л. Микофильные грибы, их биология и практическое значение. М.: Наука, 1981. – 158 с.

35. Сидорова И.И. Грибы из рода *Trichoderma* Link. и образуемые ими антибиотические вещества: автореф. канд.дисс. – М., 1964. – 24 с.
36. Сидорова И.И. Биологические методы борьбы с фитопатогенными грибами. //Итоги науки и техники ВИНТИ. Защ. раст. – 1980. – Вып. 3. – С. 116–157.
37. Сидорова И.И., Лернер Л.Е., Макарова М.О. Биологически активные вещества микофильных грибов рода *Nurotyces*.// Микол. и фитопат. – 1977. – Т. 2. – №4. – С. 315–320.
38. Степанова Е.В., Королева О.В., Васильченко Л.Г., Карапетян К.Н., Ландесман Е.О., Явметдинов И.С., Козлов Ю.П., Рабинович М.Л. Разложение овсяной соломы при рН среды и твердофазном культивировании. //Приклад. биохим. и микробиол. – 2003. – Т. 39. – №1. – С. 74–84.
39. Столбова К.А. Противоржавчинная антибиотическая активность штаммов *Cladobotryum varium*. //Микол. и фитопат. – 1983. – Т. 17. – №4. – С. 343–344.
40. Столбова К.А. Микофильный гриб *Cladobotryum varium*. и возможность его использования в борьбе со стеблевой ржавчиной пшеницы: автореф. дисс. канд. биол.наук. – М., 1985. – 22 с.
41. Супрун С.М., Загордонцев Л.А., Богомоллова Л.А., Горбик Л.Т., Пустовалова Л.И. Образование биологически активных веществ *Fusarium* LK.ex.Fr. //Мицелиальные грибы: физиология, биохимия и биотехнология: матер. Всесоюз. конф. – Пущино, 1983. – С. 12–13.
42. Титова Ю.А., Новикова И.И., Хлопунова Л.Б., Коршунов Д.В. Триходермин на основе вторичной биоконверсии отходов и его эффективность против болезней огурца. // Микол. и фитопат. – 2002. – Т. 36. – вып. 4. – С. 76–80.
43. Тиунова Н.Л., Фениксова Р.В., Кобзева Н.Я., Родионова Н.А. Некоторые внеклеточные гидролитические ферменты грибов и бактерий. //Прикл. биохимия и микробиол. – 1973. – Т. 9, вып. 2. – С. 198–203.
44. Тиунова Н.А., Кобзева Н.Я. Ферментативное расщепление клеточных стенок дрожжей, находящихся в различных фазах роста. //Микробиология. – 1976. – Т. 45. – № 5. – С. 781–786.
45. Тиунова Н.А., Сидорова И.И. Экстрацеллюлярные гидролитические ферменты микофильных грибов.//Микол. и фитопатол. – 1980. – Т. 14. – № 6. – С. 496–499.
46. Тиунова Н.А., Жлоба Н.М., Сидорова И.И. Образование α - и β -глюконаз и хитиназы при глубинном культивировании микофильных грибов. //Микол. и фитопатол. – 1982. – Т. 16. – №4. – С. 330–334.
47. Тиунова Н.А. Хитинолитические ферменты микроорганизмов. // Успехи биологич. науки. – 1989. – Т. 30. – С. 199–219.
48. Тиунова Н.А., Жлоба Н.М., Зайкина И.В., Кобзева Н.Я. Биоконверсия растительного сырья. – М.: Наука, 1984. – С. 57–59.
49. Торопова Е.Г., Егоров Н.С., Лепихова Р. Влияние рН среды и аэрации на рост. Act. spheroids и биосинтез новобиоцина. //Науч.доклады высш. шк., серия биологич. Науки, 1969. – №2. – С. 90 – 94.
50. Торопова Е.Г., Егоров Н.С., Береснева Г.Г., Пискункова Н.Ф., Буракаева А.Д. Образование экзопротеаз и антибиотиков микофильными грибами. //Мицелиальные грибы: физиология, биохимия и биотехнология: матер. Всесоюз. конф. – Пущино, 1983. – С. 151.
51. Торопова Е.Г., Ландау Н.С., Сидорова И.И., Егоров Н.С., Береснева Г.Г. Микофильные грибы – продуценты некоторых биологически активных веществ. Микол. и фитопатол. – 1983. – Т.17. – №3. – С. 195–199.
52. Торопова Е.Г., Егоров Н.С., Сидорова И.И., Береснева Г.Г., Пискункова Н.Ф. Штамм *Nurotyces rosellus* 94/77 – продуцент протеазного комплекса и препарата антибактериального и фунгицидного спектра действия. Авт.свид. СССР № 1135189. – опубл. 30.08.85. – бюл. №32.
53. Торопова Е.Г., Пискункова Н.Ф., Буракаева А.Д. Влияние состава и рН среды на биосинтез антибиотика у *Nurotyces rosellus*. //Физиология, биохимия, организация микроорганизмов: матер. Всесоюз. микробиол. съезда. – А-Ата. – 1985. – С. 147.
54. Торопова Е.Г. Мардамшина (Буракаева) А.Д., Пискункова Н.Ф., Антос М. Изучение условий биосинтеза, выделение и очистка антибиотика из *Nurotyces rosellus*. //Пути повышения микробиологической борьбы с вредителями и болезнями растений: матер. Всесоюз. конф. – Велегоже, 1986. – С. 171.
55. Торопова Е.Г., Максимов В.Н., Береснева Г.Г., Егоров Н.С., Буракаева А.Д. Оптимизация состава среды для биосинтеза антибиотика, протеаз и пигментов микофильным грибом *Nurotyces rosellus* с помощью метода математического планирования эксперимента. //Антибиотики и медиц. биотехнол. – 1986. – № 6. – С. 408–411.
56. Торопова Е.Г., Мардамшина (Буракаева) А.Д., Пискункова Н.Ф. Подбор посевных сред, возраста и количества посевного мицелия, обеспечивающего одновременный биосинтез антибиотика и пигмента у гриба *Nurotyces rosellus* // Антибиотики и химиотерапия. – М., 1988. – №2. – С. 96–99.
57. Торопова, В.Н.Максимов, Мардамшина (Буракаева) А.Д., Н.Ф. Пискункова Влияние катионов некоторых металлов на образование антибиотика и пигмента микофильным грибом *Nurotyces.rosellus* //Науч. докл. Высш. шк., сер. Биологич. науки. – М., 1989. – №4. – С. 84–88.
58. Федоринчик Н.С., Тарунина Т.А., Рунковская Л.Я. Глубинный способ выращивания гриба *Trichoderma lignorum* Harz // Тр. ВИЗР, 1975. – №2. – С. 151–160.
59. Хуратова Б.Г. Условия биосинтеза антибиотика трихотетина: автореф. дисс. докт. биол. наук. – М. – 1977. – 24 с.
60. Хуратова Б.Г. Изучение условий биосинтеза трихотетина. //Вестн. МГУ, сер. биологич. – 1973. – №3. – С. 121–122.
61. Хуратова Б.Г., Максимова Р.А., Силаев А.Б. Использование различных источников углерода грибом *Trichothecium roseum* для синтеза трихотетина и протеазы. //Научн. докл. высш. школы. Биологич. науки. – 1978. – №4. – С. 111–113.
62. Чайка М.Н., Сидорова И.И. Влияние условий культивирования на развитие микофильного гриба *Darcula film*. // Научные докл. высш. шк. – 1977. – №7. – С. 86–89.
63. Шувалова И.А., Бартошевич Ю.Э. Регуляция различными источниками углерода и азота синтеза щелочных экзопротеаз и цефалоспорины *Cy Acromonium chrisogenum*.// Антибиотики. – 1981. – №3. – С. 83–88.
64. Якименко Е.Е., Гродницкая И. Д. Влияние грибов рода *Trichoderma* на почвенные микромицеты, вызывающих инфекционное полегание семян хвойных в лесных питомниках Сибири // Микробиология. – 2000. – Т. 69. – №6. – С. 850–854.
65. Andhia T. K., Russel D. W. Enitiation production by *Fusarium sambucinum* primary, secondary and unitary metabolism. // J. Gen. Microbiol. – 1975. – V. 86. – №4. – P. 328–331.
66. Argoudelis A.D., Johnson L.E. Emerimicins II, III and IV, antibiotics produced by *Emericellopsis microspora* in media supplemented with trans-4n-propul-L-proline. //J. Antibiot. – 1974. – V. 27. – №4. – P. 274–282.
67. Ayer W.A., Lee S.P., Tsuneda A., Hiratsuka V. The isolation, identification and bioassay of the antifungal metabolites produced by *Monocillium nardinii*. //Can. of Microbiol. – 1980. – V. 26. – №7. – P. 766–773.
68. Ayer W.A., Rodrigues B.P., Vederas J. Identification of sterigmatocystin as a metabolite of *Monocillium nardinii*. //Car. J. of Microbiol. – 1981. – V. 27. – №8. – P. 846–847.

69. Barnett H.L. The nature of mycoparasitism by *Fungy*. – 1963. – V. 17. – №1. – P. 1–17.
70. Brewer D., Araenault G.P., Wright J.L., Vining L.C. Production of bikaverin by *Fusarium oxysporium* and its identity with lycopersin. // *Antibiot.* – 1973. – V. 26. – P. 778–781.
71. Brewer D., Jen W.C., Jones G.A., Taylor A. The antibacterial activity of some naturally occurring 2,5-dihydroxy-1,4-benzoquinones. // *Can. J. Microbiol.* – 1984. – V. 30. – P. 1068–1072.
72. Briichner H., Graf H. Paracelsin, a peptide antibiotic containing α -aminoisobutyric acid, isolation from *Trichoderma reesei* simmons. // *Experientia.* – 1983. – V. 39. – №5. – P. 528–530.
73. Bu-Lock J.D. Secondary metabolism in fungi and its relationship to growth and development. In: *The filamentous fungi, 1975.* – V. 1. – P. 33–58.
74. Cameron D. W., Crassley M.J. Synthesis of emodin methylether. // *Austr. J. Chem.* – 1977. – V. 30. – P. 1161–1165.
75. Deffieux G., Baute R., Filleau M.J. Production de metabolites antibiotiques nouveaux par une souche du champignon *Epicoccum nigrum* Link (adelomyces) -II. Determination de la structure des epicorazines A et B. *Bull. //Soc. Pharm. Bordeaux.* – 1981. – V. 120. – № 1–2. – P. 23–32.
76. Demain A.G. Cellular and environmental factors affecting the synthesis and excretion of metabolites. // *J. App. Chem. Biotechnol.* – 1972. – № 22. – P. 345–349.
77. Demain A.G., Kennel I.M. Resting-cell studies on carbon source regulation of Lactan Antibiotic Biosynthesis. // *J. Ferment. Technol.* – 1978. – № 4. – P. 323–328.
78. Dennis C., Webster J. Antagonistic properties of species groups of *Trichoderma*. // *J. Production of neu-volatile antibiotics. Trans. Brit. Mycol. Soc.* – 1971. – V. 57. – №1. – P. 25–39.
79. Floyd C.H.M., Tietz A. Defined media strategies for the biosynthesis of cephalosporin. // *J. Biotechnol. Lett.* – 1983. – V. 5, №6. – P. 385–390.
80. Gams P., Young T.W.K. Interfundal parasitic relationship. Wallingford, Oxon: CAB // *Internationd.* – 1999. – P. 296.
81. Gams W., Diederich P., Poldmaa K., Eds G.M. Mueller et.al. Fungicolous fungi. Biodiversity of fungi, inventory and monitoring // Burlington: Elsevier Acad.Press. – 2004. – P. 343–392.
82. Garcia I. Lora J.M., Cruz J. De La, Benitez T., Llobell A., Pintor-Toro J.A. Cloning and characterization of a chitinase (CHIT42) cDNA from the mycoparasitic fungus *Trichoderma harzianum* // *Curr. Genet.* – 1994. – V. 27. – № 1. – P. 83–89.
83. Haab D., Hagspiel K., Szakmary K., Kubicek P. Formation of the extracellular proteases from *Trichoderma reesei* QM 9414 involved in cellulase degradation // *J. of Biotechnol.* – 1990. – V. 16. – P. 187–198;
84. Hanlin R.T. Morphology of *Hypomyces lactifluorum*. // *Bot. Gaz.* – 1963. – V. – 124. – P. 395.
85. Harman G.E., Jin X., Stasz T.E., Peruzzotti G., Leopold A.C., Taylor A.G. Production of conidial biomass of *Trichoderma harzianum* for biological control. // *Biological. control.* – 1991. – V. – 1. – P. 23–28.
86. Harman, G. E. Controlling plant pathogens and improving plant growth and productivity with biologicals. // *Predicting Field Performance in Crop Protection: British Crop Protection Council Symposium Proceeding, 2000.* – № 74. – P. 101–110.
87. Harman G.E., Donzelli B.G.G. Enhancing Crop Performance and Pest Resistance with genes from biocontrol agents // *In Enhancing Biocontrol Agents and Handling Risks. IOC Press Amsterdam, 2001.* – P. 114–125.
88. Hatfield G.M., Slagle D. C. Isolation of skyrin from *Hypomyces lactifluorum*. // *Lloydia, 1973.* – V. 36. – №3. – P. 354–356.
89. Hin-Ching W., Koehler P.L. Production and isolation of antidiotic from *Monascus purpureus* and its Relationship to pigment production. // *J.of Food Scaiens, 1981.* – V. 46. – P. 589–592.
90. Hostales Z., Catabolic regulation of antibiotic biosynthesis. // *Folia microbial, 1980.* – V. 25. – P. 445–450.
91. Kuhlman E.G., Matthews F.R., Tillers H.P. Efficacy of *Darlucifilum* for biological-control of *Cronartium fusiforme* and *Cronartium srtobilium*. // *Phytopatology, 1978.* – V. 68. – №3. – P. 507–511.
92. Lorito, M. *Pseudomonas* lipodepsipeptides (LPDs) and *Trichoderma* cell wall-degrading enzymes are synergistic in the inhibition of fungal growth // *5th Congress of the European Foundation for Plant Pathology, Taormina. Italy, 2000.* – P. 91.
93. Linberg J.D. An antibiotic lethal to fungi. // *Plant Disease, 1981.* – V. 65. – №8. – P. 680–683.
94. Nair M.S.R., Carey S.T. Metabolites of pyrenomyces. II. Nectriapyrone an antibiotic monoterpene. // *Tetrahedron Letters, 1975.* – №19. – P. 1655–1658.
95. Nair M.S.R. Biogenesis and revised structure of roselisin; structure of roselisin aldehyde. // *Phytochem., 1976.* – V. 15. – P. 1090–1091.
96. Nair M.S.R., Carey S.T. Metabolites of Pycnomycetes XIII: Structure of (+) Hypomycin, an antibiotic macrolide from *Hypomyces trichothecoides*. // *Tetrahedron Letters, 1980.* – V. 21. – P. 2011–2012.
97. Saha C., Singh S.K., Sengupta P. Optimum conditions for the biosynthesis of an antibiotic by *Aspergillus terreus* var. *africanus*. // *Science and Culture, 1981.* – V. 47. – №9. – P. 337–339.
98. Schindler I. Terpenoids by microbial fermentation. // *Ind. and Eng. Chem. Prod. Res. and Develop., 1982.* – V.21. – №4. – P. 537–539.
99. Wilsinger D., Gubler H. U., Haefliger W., Hauser D. Antiinflammatory activity of the mould metabolite 11-desacetoxymannin and of some of its derivatives. // *Experientia, 1974.* – V. 30. – №2. – P. 135–136.

Сведения об авторе:

Буракаева Айгуль Дикатовна, доцент кафедры Технологии продуктов питания и техносферной безопасности Московского технологического института «ВТУ», кандидат биологических наук
e-mail: aigulburakaeva@mail.ru