

## Prospecting the roles of *Trichoderma* in sustainable crop production: biotechnological developments and future prospects

Rizky Riscahya Pratama Syamsuri<sup>1</sup>, Dwi Astuti Aprilia<sup>1</sup>, Atasya Yasmine Fakhira<sup>1</sup>, Almira Salma Nabilah<sup>1</sup>, Sulistya Ika Akbari<sup>1</sup>, Nia Rossiana<sup>1</sup>, Febri Doni<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup>Departemen Biologi, Fakultas Matematika dan Ilmu Pengetahuan Alam, Universitas Padjadjaran, Jatinangor, Indonesia

\*Correspondence author: [febri@unpad.ac.id](mailto:febri@unpad.ac.id)

**ABSTRACT.** The filamentous fungal genus *Trichoderma* are reported to have a significant impact on the growth and development of various crops. *Trichoderma* species which are residing in the rhizosphere of crops, and as fungal symbionts living within plant tissues have multiple roles in enhancing crops' agronomic traits, fitness, growth and yield, and in modulating their tolerance towards biotic and abiotic stresses. This article discusses on the potential and impact of *Trichoderma* in improving the development and production of crops, as well the mechanism of *Trichoderma* in improving the development and production of crops. This article also highlights the ability of *Trichoderma* for improving crops' tolerance to abiotic and biotic stresses. Prospectively, the use of *Trichoderma* inoculants offers some new, cost-effective, and more eco-friendly practices for increasing crops' production.

**Keywords:** *Trichoderma*, plant growth promotion fungi, crop resistance, biocontrol, sustainable agriculture

**ABSTRAK.** *Trichoderma* merupakan jamur multifungsi yang dilaporkan mampu meningkatkan pertumbuhan dan hasil berbagai tanaman. Jamur *Trichoderma* yang berada di dalam tanah memiliki hubungan yang menguntungkan dengan tanaman sehingga menjadikannya pilihan menarik untuk mengendalikan penyakit, memacu pertumbuhan tanaman, serta meningkatkan ketahanan tanaman terhadap stres abiotik. Artikel ini membahas mengenai potensi *Trichoderma* dalam meningkatkan pertumbuhan dan hasil tanaman, potensi *Trichoderma* dalam meningkatkan ketahanan tanaman terhadap stres abiotik, dan potensi *Trichoderma* sebagai biokontrol berbagai macam penyakit tanaman. Secara prospektif, penggunaan inokulan *Trichoderma* dapat digunakan sebagai alternatif yang hemat biaya dan lebih ramah lingkungan untuk meningkatkan produksi tanaman.

**Kata kunci:** *Trichoderma*, jamur pemacu pertumbuhan tanaman, ketahanan tanaman, biokontrol, pertanian berkelanjutan



This is an open access article distributed under the Creative Commons 4.0 Attribution License, which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited. ©2022 by author.

### 1. PENDAHULUAN

Budidaya tanaman pangan berkelanjutan sering diidentifikasi sebagai sistem produksi ramah lingkungan yang dapat menghasilkan makanan dengan risiko minimal terhadap lingkungan (FAO, 2017). Budidaya tanaman berkelanjutan merupakan sistem produksi yang ramah lingkungan, salah satunya dengan menerapkan upaya untuk mengurangi efek buruk dan

membatasi penggunaan bahan kimia sintetis pada sistem pertanian (Sani *et al.*, 2020; Doni *et al.*, 2022). Akan tetapi, masih banyak petani yang menggunakan pupuk sintetis kimia dalam sistem pertanian. Penggunaan pupuk kimia dalam skala besar berkontribusi pada pencemaran lingkungan seperti pencemaran air, eutrofikasi saluran air, pengasaman tanah, dan peningkatan denitrifikasi sehingga dihasilkan emisi nitro-oksida yang berkontribusi pada pemanasan global (Meena *et al.*, 2020). Selain itu, aplikasi pupuk kimia yang ekstensif juga berdampak buruk pada mikroba yang menguntungkan tanaman (Meena *et al.*, 2020). Oleh karena itu, perlu dicari alternatif berupa agen hayati yang ramah lingkungan untuk meningkatkan produksi tanaman pangan (Finkel *et al.*, 2017; Abdullah *et al.*, 2021).

Beberapa penelitian menunjukkan bahwa penggunaan mikroorganisme *Trichoderma* spp. dapat meningkatkan pertumbuhan dan hasil berbagai tanaman pangan (Rouphael *et al.*, 2017). Genus *Trichoderma* merupakan jamur berfilamen yang sering digunakan sebagai biopestisida dan pupuk hayati untuk memacu pertumbuhan tanaman (Harman *et al.*, 2021). *Trichoderma* memiliki berbagai manfaat bagi tanaman, yaitu meningkatkan pertumbuhan, melarutkan nutrisi penting bagi tanaman, dan merangsang pertahanan tanaman terhadap mikroba patogen (Al-Ani, 2018). Selain itu, beberapa spesies *Trichoderma* dapat menghasilkan berbagai jenis metabolit sekunder dan elisitor yang penting untuk meregulasi pertumbuhan tanaman. Misalnya, *T. harzianum* melepaskan metabolit sekunder bernama *harzianolide* yang dapat menginduksi pertumbuhan bibit tomat baik dalam sistem hidroponik atau media tanah (Cai *et al.*, 2013; Li *et al.*, 2015). *T. harzianum* dan *T. viride* dapat meningkatkan penyerapan fosfor dan unsur hara mikro. Sehingga, meningkatkan perkecambahannya, populasi anakan, dan hasil produksi tebu (Abdullah *et al.*, 2021). Tanaman padi yang diinokulasi dengan *T. asperellum* mampu meningkatkan pertumbuhan tanaman, hasil panen, karakteristik fisiologis, dan ekspresi gen (Doni *et al.*, 2017, 2018).

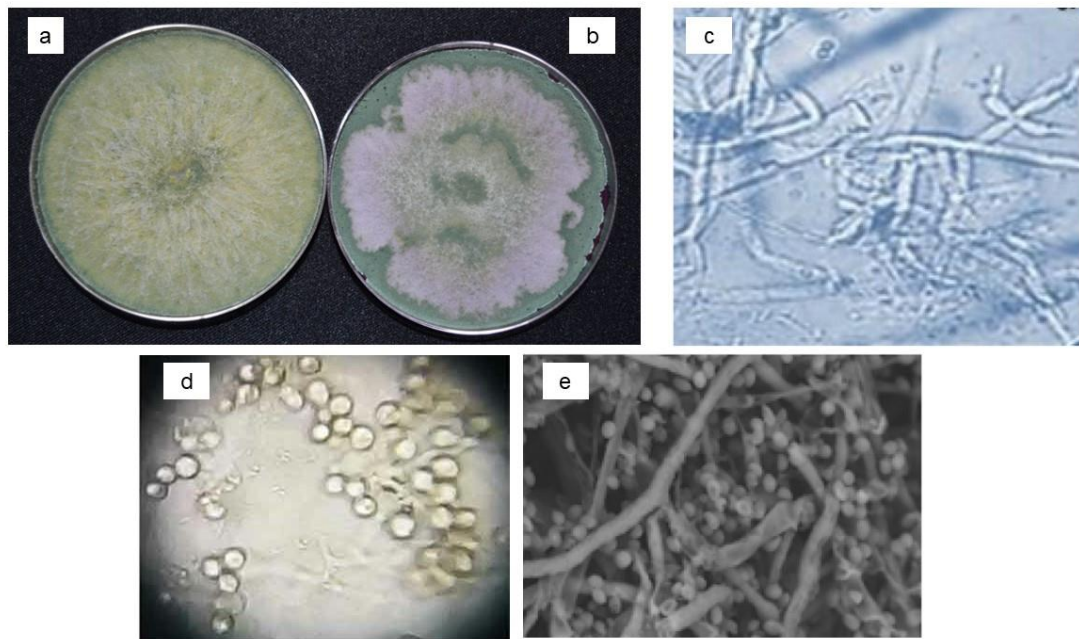
Jamur *Trichoderma* di dalam tanah juga memiliki hubungan simbiosis mutualisme dengan tanaman, yaitu mengendalikan penyakit tular tanah (Rafael *et al.*, 2020). Jamur tersebut bertindak melawan jamur fitopatogen dengan mekanisme yang berbeda, seperti kompetisi untuk ruang dan nutrisi, hiperparasitisme yang melibatkan produksi enzim litik, induksi resistensi, dan antibiosis melalui produksi senyawa sekunder (Kottb *et al.*, 2015; Fincheira & Quiroz, 2018). Oleh karena itu, perlu dilakukan kajian kepustakaan yang komprehensif untuk memaparkan potensi jamur *Trichoderma* dalam meningkatkan pertumbuhan dan hasil tanaman yang berkelanjutan.

## **2. BIOLOGI DAN TAKSONOMI *Trichoderma***

*Trichoderma* adalah genus jamur yang berasal dari famili Hypocreaceae dan berjumlah lebih dari 100 spesies. Jamur kosmopolitan ini hidup bebas dan ditemukan di semua jenis tanah juga jaringan tanaman yang membusuk (Schuster & Schmoll, 2010; Rahman *et al.*, 2011; Troiano *et al.*, 2020), serta dapat mengkolonisasi banyak akar tanaman sebagai simbion tanaman (Harman *et al.*, 2004; Zin & Badaluddin, 2020).

Spesies jamur yang termasuk dalam genus *Trichoderma* pertama kali diperkenalkan oleh Persoon pada tahun 1794. Genus *Trichoderma* ditemukan di tanah, kayu lapuk, lahan pertanian, padang rumput, hutan, rawa, gurun, pupuk kandang, dan bahan organik tanaman lainnya di seluruh zona iklim (Harman *et al.*, 2021). Genus *Trichoderma* mudah ditumbuhkan pada berbagai media seperti *Potato Dextrose Agar* (PDA), *Blakeslee's Agar* (BLA), *Malt Extract Agar* (MEA), *Cornmeal Dextrose Agar* (CMD), dan *Czapek Dox Agar* (CDA) (Grillo & Venora, 2011; Yones & Kayim, 2021).

Morfologi koloni spesies *Trichoderma* beragam sesuai dengan jenis media yang digunakan. Spesies *Trichoderma* berwarna putih pada media penuh nutrisi seperti PDA dan lebih transparan ketika ditanam pada media seperti CMD (Shah *et al.*, 2012; Mukhopadhyay & Kumar, 2020). Pertumbuhan miselia dan pigmentasi dapat diamati dengan baik pada PDA dibandingkan dengan media lain. Pigmen biru-hijau atau kuning-hijau yang tersebar pada koloni menjadi terlihat ketika konidia terbentuk (**Gambar 1**). Konidia yang berwarna hijau umumnya merupakan ciri khas dari genus *Trichoderma*, tetapi konidia hijau juga dapat diamati pada genera yang tidak berhubungan, seperti *Penicillium* dan *Aspergillus* (Siddiquee, 2017). Selanjutnya, bau berjamur atau apak yang tidak jelas biasanya dihasilkan oleh strain *Trichoderma* yang berbeda. Beberapa spesies *Trichoderma* seperti *T. viride* menghasilkan bau yang manis menyerupai bau kelapa (Manoharachary *et al.*, 2020). Sebagian besar spesies *Trichoderma* tumbuh baik pada suhu 25–35 °C, tetapi beberapa spesies tumbuh di atas 35 °C. Laju pertumbuhan dalam kultur berguna untuk membedakan spesies yang mirip secara morfologi. Misalnya, *T. harzianum* dapat dibedakan dari spesies *T. aggressivum* dan *T. atroviride*. Setelah 4 hari inkubasi, baik koloni *T. aggressivum* maupun *T. atroviride* tidak tumbuh lebih dari 5 mm sedangkan *T. harzianum* tumbuh dengan baik dan bersporulasi pada suhu di atas 35 °C (Manoharachary *et al.*, 2020).



**Gambar 1.** Bentuk morfologi spesies *Trichoderma*: **a.** Koloni *T. asperellum* pada media PDA (Dokumentasi pribadi Febri Doni), **b.** Koloni *T. asperellum* pada media *Rose Bengal Agar* (RBA) (Dokumentasi pribadi Febri Doni), **c.** *T. harzianum* dibawah mikroskop pada pembesaran 40x (Akbar *et al.*, 2022), jurnal open akses, izin penggunaan gambar tidak diperlukan), **d.** Klamidospora *Trichoderma* pada pembesaran 400x (Tegene *et al.*, 2021), jurnal open akses, izin penggunaan gambar tidak diperlukan), **e.** *T. asperellum* dibawah scanning mikroskop elektron pada pembesaran 10.000x (de Padua & dela Cruz, 2021), jurnal open akses, izin penggunaan gambar tidak diperlukan).

### 3. POTENSI JAMUR *Trichoderma* DALAM MENINGKATKAN PERTUMBUHAN DAN HASIL TANAMAN

*Trichoderma* memiliki peran berbeda sebagai jamur multifungsi yang ditemukan di berbagai ekosistem. Beberapa strain *Trichoderma* terbukti memiliki efek langsung pada tanaman, yaitu meningkatkan potensi pertumbuhan, penyerapan nutrisi, efisiensi penggunaan pupuk, tingkat perkecambahan biji, dan stimulasi pertahanan tanaman terhadap kerusakan biotik dan abiotik (Shoresh *et al.*, 2010; Pascale *et al.*, 2020).

Banyak faktor yang mempengaruhi pertumbuhan tanaman, di antaranya suhu, intensitas cahaya, ketersediaan hara, dan komunitas mikroba di tanah (Yuan *et al.*, 2016). *Trichoderma* berperan sebagai jamur pemacu pertumbuhan tanaman yang berdampak positif pada pertumbuhan, kualitas, hasil akhir, dan produktivitas tanaman (Hyakumachi & Kubota, 2003; Yuan *et al.*, 2016; Zin & Badaluddin, 2020).

Metabolit yang dihasilkan oleh *Trichoderma* dapat diformulasikan sebagai pupuk hayati untuk meningkatkan produktivitas tanaman, karena mampu menjadi alternatif dan meminimalkan polusi pupuk sintetis di industri pertanian. Hingga saat ini, *Trichoderma* memiliki banyak potensi dalam meningkatkan pertumbuhan dan hasil tanaman. Potensi tersebut dapat dilihat pada **Tabel 1**.

**Tabel 1.** Peran dan potensi jamur *Trichoderma* dalam meningkatkan pertumbuhan dan hasil tanaman

| Efek Pada Tanaman   | Spesies/ Strain <i>Trichoderma</i>  | Referensi   |
|---|---|---|
| Meningkatkan tinggi tanaman dan panjang daun  | <i>T. viride</i><br><i>T. asperellum</i><br><i>T. virens</i> GV41<br><i>T. virens</i> Tv4 | (Mahato <i>et al.</i> , 2018)<br>(Doni <i>et al.</i> , 2018)<br>(Lombardi <i>et al.</i> , 2020)<br>(Inayati <i>et al.</i> , 2020) |
| Meningkatkan biomassa   | <i>T. hamatum</i><br><i>T. asperellum</i>   | (Velasco <i>et al.</i> , 2021)<br>(Doni <i>et al.</i> , 2018)   |
| Meningkatkan aktivitas enzim tanah dan menambahkan unsur N dan P anorganik ke tanah | <i>T. harzianum</i><br><i>T. asperellum</i><br><i>T. hamatum</i><br><i>T. atroviride</i>  | (Ji <i>et al.</i> , 2020)<br>(Novianti <i>et al.</i> , 2021)  |
| Meningkatkan total hasil tanaman dan jumlah buah per tanaman                        | <i>T. harzianum</i> T22 dan TH1   | (Lombardi <i>et al.</i> , 2020)   |
| Peningkatan kandungan klorofil dan IAA-sintase dari daun dan akar                   | <i>T. virens</i> Tv4  | (Inayati <i>et al.</i> , 2020)  |
| Menginduksi pertumbuhan planlet selama proses aklimatisasi                          | <i>Trichoderma</i> spp.   | (Sparta & Emilda, 2020)   |

Kemampuan jamur *Trichoderma* sebagai pemacu pertumbuhan tanaman yang terkait dengan aktivitas pengendalian patogen telah diteliti selama bertahun-tahun. Tanaman pada kondisi lapangan tidak dapat mencapai potensi pertumbuhan maksimumnya dikarenakan lingkungan tidak steril dan adanya patogen. Sebaliknya, *Trichoderma* mampu menekan pertumbuhan patogen sehingga pertumbuhan tanaman meningkat (**Gambar 2**). Berbagai mekanisme telah diteliti dapat meningkatkan pertumbuhan tanaman yang distimulasi oleh *Trichoderma*, seperti: sintesis fitohormon; produksi vitamin; penyerapan nutrisi; peningkatan perkembangan akar; meningkatkan laju fotosintesis, dan memodulasi mekanisme pertahanan tanaman (Harman, 2006; Köhl *et al.*, 2019).



**Gambar 2.** Efek aplikasi jamur *Trichoderma* pada tanaman: **a.** Tanaman sawi yang diinokulasi dengan *Trichoderma* (kiri) memiliki pertumbuhan daun yang lebih besar jika dibandingkan dengan kontrol (kanan) (Dokumentasi pribadi Febri Doni) **b.** Tanaman padi yang diinokulasi dengan *Trichoderma* (kiri) menghasilkan tanaman padi yang lebih besar dan produktif jika dibandingkan dengan kontrol (kanan) (Doni *et al.*, 2017), dengan izin penulis dan penerbit) **c.** Tanaman jagung yang diinokulasi dengan *Trichoderma* (kiri) pada lahan percobaan menghasilkan tanaman yang lebih hijau karena kecepatan fotosintesis yang lebih aktif jika dibandingkan dengan tanaman kontrol (kanan) (Harman, 2011), dengan izin penulis dan penerbit).

Dalam uji lapangan pada jagung, tanaman yang diberi perlakuan *T. harzianum* T22 terlihat lebih hijau dan lebih besar dari tanaman kontrol. Jumlah tongkol meningkat dari 1.447 menjadi 1.995 lusin tongkol/ha dan hasil meningkat dari 4.940 menjadi 7.184 kg/ha (Harman & Bjorkman, 2005). Mekanisme pemacu pertumbuhan tanaman ini dianggap dapat meningkatkan serapan mineral oleh akar. Penelitian telah menunjukkan bahwa akar jagung yang dikolonisasi oleh *T. harzianum* T22 mampu mengurangi aplikasi pupuk nitrogen sintesis sebanyak 40%. Oleh karena itu, aplikasi pupuk hayati *Trichoderma* pada tanaman jagung mampu menjadi alternatif untuk mempertahankan produktivitas pertanian (Akladious & Salwa, 2012).

Penelitian Yedidia *et al.* (2001) mengemukakan bahwa *T. harzianum* T203 yang diinokulasikan pada bibit mentimun dapat meningkatkan luas daun, berat kering tanaman, ketahanan tanaman, dan peningkatan kandungan klorofil dibandingkan dengan tanaman kontrol. Tanaman jagung yang diinokulasi *T. harzianum* T22 menunjukkan hal serupa, yaitu tingkat kehijauan daun lebih tinggi dibandingkan tanaman kontrol. Hal ini menunjukkan bahwa jamur *Trichoderma* dapat meningkatkan laju fotosintesis tanaman (Harman, 2000; Harman *et al.*, 2021).

*Trichoderma* yang berasosiasi dengan tanaman menghasilkan metabolit sekunder yang dapat mengubah sifat kimia, fisik, dan meningkatkan ketersediaan mineral tanah (Bitas *et al.*, 2013; Kang *et al.*, 2021). Selain itu, *Trichoderma* mampu memanipulasi jalur pensinyalan fitohormon pada tanaman inang sehingga pertumbuhannya meningkat (Spaepen & Vanderleyden, 2011;

Ilangumaran & Smith, 2017). Peran fitohormon dalam meningkatkan pertumbuhan tanaman yang diinduksi oleh *Trichoderma*, telah banyak diteliti dalam beberapa tahun terakhir (Sofo *et al.*, 2011; Rebolledo-Prudencio *et al.*, 2020). *Trichoderma* berperan sebagai pemacu pertumbuhan karena melepaskan fitohormon untuk menginduksi sintesis fitohormon dalam tanaman (Harman *et al.*, 2021). Martinez *et al.* (2011) menganalisis tingkat endogen dari lima hormon utama, yaitu zeatin (Ze), auksin, asam jasmonat, asam salisilat, dan prekursor etilen 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid (ACC) pada tanaman melon yang diinokulasi dengan *T. harzianum* CECT 20714. Tanaman yang diberi perlakuan memiliki profil hormonal yang dimodulasi secara signifikan. Hasil penelitian menunjukkan peningkatan konsentrasi Ze (hingga 30%), auksin (hingga 40%), ACC dan peningkatan pertumbuhan tunas serta akar (Tanimoto, 2005).

*Trichoderma* bertindak sebagai pemacu pertumbuhan tanaman dengan mensintesis *indole-3-acetic acid* (IAA), auksin utama pada tanaman (Enders & Strader, 2015). *T. virens* mensintesis senyawa indol, yaitu IAA, *indole-3-acetaldehyde* (IAAld), *indole-3-ethanol* (*tryptophol*) dan *indole-3-carboxaldehyde* (ICAld) (Contreras-Cornejo *et al.*, 2011). Namun, tidak semua strain *Trichoderma* mampu mensintesis hormon auksin. *T. asperellum* menghasilkan ACC deaminase yang memotong ACC (prekursor langsung etilen) untuk menghasilkan ketobutirat dan amonia (Todorovic & Glick, 2008). Inokulasi mikroorganisme yang mensintesis ACC deaminase, seperti *Trichoderma* spp., mampu menginduksi peningkatan pertumbuhan tanaman dengan pengurangan etilen (Viterbo *et al.*, 2010).

#### **4. POTENSI *Trichoderma* DALAM MENINGKATKAN KETAHANAN TANAMAN TERHADAP STRES ABIOTIK**

*Trichoderma* memiliki kemampuan untuk mengurangi tekanan abiotik, pengendalian biologis penyakit tanaman, induksi resistensi sistemik, dan promosi pertumbuhan tanaman (Singh *et al.*, 2021). Kemampuan sejumlah strain *Trichoderma* untuk mengatasi lingkungan ekstrem memungkinkan jamur dari genus *Trichoderma* dapat tumbuh di lokasi geografis yang bervariasi (Tripathi *et al.*, 2021). Berbagai enzim dan senyawa bioaktif dengan berat molekul rendah juga dilepaskan dari sel *Trichoderma* dan sel tanaman sebagai hasil dari interaksi *Trichoderma* dengan tanaman (Racić *et al.*, 2018).

*Trichoderma* juga mampu menginduksi molekul pemberi sinyal *jasmonic acid* (JA), *salicylic acid* (SA) dan *abscisic acid* (ABA) yang dapat meningkatkan pertahanan tanaman terhadap stres abiotik. Penginderaan kekeringan oleh akar ditandai dengan *crosstalk* antara hormon yang berbeda. JA merupakan senyawa bersifat inhibitor yang menghambat pertumbuhan beberapa bagian tanaman dan mendorong terjadinya penuaan daun. SA merupakan salah satu agen penginduksi ketahanan tanaman. Peningkatan kandungan ABA merupakan salah satu respon awal tanaman terhadap kekeringan, yang terjadi karena peningkatan sintesis ABA di daun dan akar. Selama stres abiotik berkepanjangan, kandungan ABA di akar akan menurun akibat translokasi akar-tunas. Kandungan ABA yang tinggi pada akar dapat menghambat pertumbuhan tanaman sehingga tanaman mudah mati ketika terkena stres (Racić *et al.*, 2018).

Peningkatan aktivitas *L-Phenylalanine Ammonia-Lyase* (L-PAL) sangat penting dalam sintesis senyawa fenolik, yaitu asam ferulat yang meningkatkan kemampuan tanaman untuk tumbuh di bawah kondisi stres kekeringan (Shukla *et al.*, 2014). *Trichoderma* juga menghasilkan senyawa prolin yang merupakan senyawa bermolekul kecil yang tidak bermuatan dan sangat larut dalam air pada pH fisiologis. Sehingga, dapat terakumulasi pada konsentrasi tinggi di sitosol sel tanaman tanpa menyebabkan kerusakan pada struktur seluler. Senyawa prolin

umumnya dikeluarkan dari lingkungan hidrasi makromolekul. Setelah terakumulasi, osmolit yang kompatibel mengurangi potensi air seluler, mendorong air di dalam sel, sehingga mempertahankan tekanan turgor sel cukup tinggi untuk pertumbuhan (Trovato *et al.*, 2008). Penjelasan mengenai peran dan potensi *Trichoderma* dapat dilihat di **Tabel 2**.

**Tabel 1.** Peran dan potensi *Trichoderma* dalam meningkatkan ketahanan tanaman terhadap stres abiotik

| Efek Pada Tanaman  | Spesies/ Strain <i>Trichoderma</i>                                 | Referensi  |
|--|--|--|
| Mengurangi stres oksidatif dan meningkatkan regulasi ekspresi gen hormon                                     | <i>T. harzianum</i><br><i>T. parareesei</i><br><i>T. harzianum</i> | (Siletti <i>et al.</i> , 2021)<br>(Poveda, 2020)                     |
| Memperbaiki kerusakan yang disebabkan oleh ROS dan mengakumulasi metabolit yang diinduksi oleh stres abiotik | <i>T. asperellum</i><br><i>T. harzianum</i>                        | (Cornejo-Rios <i>et al.</i> , 2021)<br>(Shukla <i>et al.</i> , 2014) |
| Mengembangkan sistem antioksidan yang kompleks   | <i>T. harzianum</i>  | (Khomari <i>et al.</i> , 2017)                                       |
| Mengurangi kerusakan dan membantu melarutkan unsur hara  | <i>T. viridae</i>  | (Kumari & Kumar, 2020)   |
| Meningkatkan kapasitas menahan air melalui induksi produksi osmolit  | <i>T. harzianum</i>  | (Ghorbanpour <i>et al.</i> , 2018)                                   |
| Menguatkan struktural dinding sel tanaman melalui aktivitas POx  | <i>T. koningii</i>   | (Tripathi <i>et al.</i> , 2021)                                      |

Stres abiotik merupakan salah satu penyebab menyusutnya produksi pertanian di seluruh dunia yang diperkirakan dapat mencapai 50% (Abdullah *et al.*, 2021). Pengembangan mikroba rizosfer sebagai sumber daya alternatif untuk mendorong pertumbuhan tanaman dan meningkatkan kesehatan tanah di bawah tekanan abiotik. Kemampuan *Trichoderma* dalam mengatasi stres abiotik tergantung kepada spesies dan metabolit yang dihasilkan setiap spesies (Shukla *et al.*, 2014).

Cekaman kekeringan mencapai 26% dari total keseluruhan cekaman abiotik yang menyebabkan menurunnya produksi pertanian di seluruh dunia. Faktor penting dalam toleransi kekeringan adalah mekanisme perlindungan yang melibatkan senyawa fenolik sebagai salah satu fotoprotektor yang efektif. Salah satu spesies *Trichoderma*, yaitu *T. harzianum* dapat mengurangi efek cekaman kekeringan melalui osmoregulasi, perbaikan kerusakan sel yang disebabkan oleh ROS, dan akumulasi metabolit yang diinduksi stres abiotik (Shukla *et al.*, 2014). Selain itu, *T. harzianum* dapat mengaktifasi sinyal terkait stres, seperti akumulasi prolin yang meningkatkan tingkat hidrasi tanaman. Tanaman yang toleran terhadap stres abiotik, mengakibatkan terjadinya mekanisme mempertahankan turgor sehingga tidak terjadi plasmolisis. Jumlah prolin yang dihasilkan tanaman dapat menjadi penanda seberapa besar toleransi tanaman terhadap stres abiotik (Siletti *et al.*, 2021).

*T. harzianum* menginduksi enzim antioksidan dalam bibit tanaman untuk meminimalkan kerusakan oksidatif yang disebabkan oleh ROS pada stres akibat salinitas (Zhang *et al.*, 2019). *T. harzianum* juga dapat meningkatkan regulasi gen AREB2, LERBOH1, dan DREB3, selain itu juga meningkatkan produksi hormon yang berperan penting dalam regulasi cekaman salinitas pada tanaman. Salah satu hormon yang sangat penting untuk memodulasi cekaman salinitas adalah ABA, karena pergerakan sel penjaga diatur oleh hormon ini. Penutupan

stomata menghasilkan defisit CO<sub>2</sub> dan mengurangi fotosintesis, yang mengarah pada peningkatan produksi ROS (Rubio *et al.*, 2017). Selain itu, *T. asperellum* diketahui melarutkan unsur fosfor (P) anorganik di bawah tekanan salinitas sehingga dapat mengurangi toksisitas dan efek negatif pada metabolisme pertumbuhan tanaman (Anam *et al.*, 2019).

Beberapa logam berat pada dosis rendah merupakan mikronutrien esensial bagi tanaman. Namun, dosis logam berat yang lebih tinggi dapat menyebabkan gangguan metabolisme dan penghambatan pertumbuhan sebagian besar spesies tanaman. Respons mikroba terhadap toksisitas logam berat bergantung pada konsentrasi logam, ketersediaan logam, jenis logam, sifat medium, dan spesies mikroba di lingkungan yang tercemar secara alami (Abdullah *et al.*, 2021).

Tanah yang diinokulasi *T. harzianum* meminimalkan penyerapan Zn dan Cu, sekaligus meningkatkan serapan mikronutrien yang bermanfaat bagi tanaman. *Trichoderma* pada akar meningkatkan penyerapan ion, logam beracun, dan metaloid. Hal tersebut dapat membantu tanaman dalam proses fitoekstraksi. *Trichoderma* juga mempertahankan kandungan asam lemak dan metabolit asam lemak pada tanaman. Asam lemak dan metabolit asam lemak merupakan konstituen struktural yang berfungsi sebagai modulator jalur transduksi sinyal (Al-Rajhi, 2013).

Temperatur memainkan peran penting dalam proses perkecambahan, pembungaan, penyerbukan, pembentukan buah, dan produksi benih (Tripathi *et al.*, 2021). *T. harzianum* merangsang aktivitas beberapa enzim antioksidan yang terlibat dalam daur ulang asam askorbat dan aktivitas peroksidase (POx) pada stres akibat temperatur. Asam askorbat dapat meningkatkan plastisitas dinding sel dengan mempengaruhi aktivitas POx yang bertanggung jawab atas pengerasan dinding sel, serta disposisi lignin dan suberin. *T. harzianum* meningkatkan kandungan enzim *Glutathione S-Transferase* (GST) yang dikaitkan dengan metabolisme xenobiotik melalui pembentukan konjugat *glutathione* sehingga melindungi sel terhadap stres oksidatif (Bernal-Vicente *et al.*, 2014).

## 5. POTENSI *Trichoderma* DALAM BIOKONTROL PENYAKIT TANAMAN

*Trichoderma* spp. dapat mengatasi sejumlah penyakit tanaman karena memiliki sifat antagonis terhadap jamur patogen tanaman (Harman *et al.*, 2004). Keberhasilan *Trichoderma* sebagai agen biokontrol karena *Trichoderma* memiliki kemampuan bertahan hidup di kondisi yang berbeda, mendorong pertumbuhan tanaman, dan mekanisme pertahanan (Kubicek *et al.*, 2001).

Berdasarkan hasil penelitian, *Trichoderma* spp. mampu berperan sebagai biokontrol. Sebagai contoh, tanaman stroberi yang diberi perlakuan *T. citrinoviride* mengalami penurunan gejala penyakit busuk akar hitam, karena *T. citrinoviride* dapat menghambat pertumbuhan patogen penyakit busuk akar hitam yang disebabkan oleh jamur *Rhizoctonia solani* (Cetinel *et al.* 2021). Secara *in vitro*, *T. harzianum* menghasilkan zona inhibisi yang berkisar antara 16 dan 36 mm terhadap jamur pathogen *Alternaria cerealis cerealis* penyebab lesi bintik pada tomat. Hal ini menunjukkan *Trichoderma* memiliki aktivitas anti mikroba yang kuat terhadap patogen A. (El-Kazzaz *et al.*, 2022). Informasi lebih lengkap dapat dilihat pada **Tabel 3**.

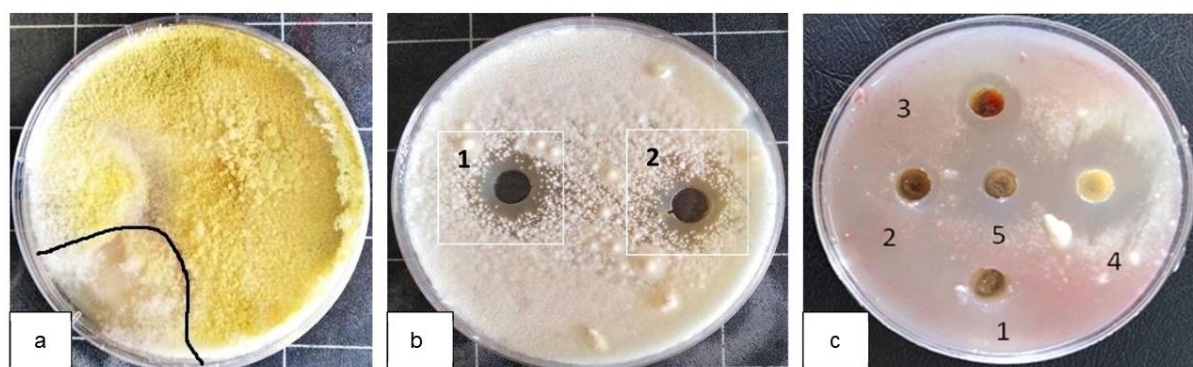
**Tabel 3.** Efek *Trichoderma* dalam mengontrol berbagai penyakit pada tanaman

| Efek Pada Tanaman                                     | Spesies/ Strain <i>Trichoderma</i> | Referensi                      |
|---|------------------------------------|--------------------------------|
| Merangsang produksi total senyawa fenolik, flavonoid, | <i>T. harzianum</i>                | (Mahmoud <i>et al.</i> , 2021) |



|  |   |   |
|--|---|---|
| terpenoid, dan malondialdehid (MDA)          |   |   |
| Menghambat pertumbuhan jamur patogen         | <i>T. harzianum</i><br><i>T. asperellum</i><br><i>T. koningiopsis</i> T-51  | (Yadav <i>et al.</i> , 2021)<br>(You <i>et al.</i> , 2022)                                      |
| Menghambat pertumbuhan miselial              | <i>T. viride</i><br><i>T. asperellum</i> AU71<br><i>T. longibrachiatum</i> AU158<br><i>T. asperellum</i> AU131<br><i>T. virens</i> ZT05 | (Hassan <i>et al.</i> , 2021)<br>(Mulatu <i>et al.</i> , 2022)<br>(Halifu <i>et al.</i> , 2020) |
| Menghambat produksi spora                    | <i>T. longibrachiatum</i> T6  | (Zhu <i>et al.</i> , 2022)  |
| Meningkatkan kandungan antioksidan           | <i>T. harzianum</i>   | (Mahmoud <i>et al.</i> , 2021)  |
| Reaksi antagonis dengan cara mikoparasitisme | <i>T. asperellum</i> PR11 dan PR12  | (Tchameni <i>et al.</i> , 2017)   |

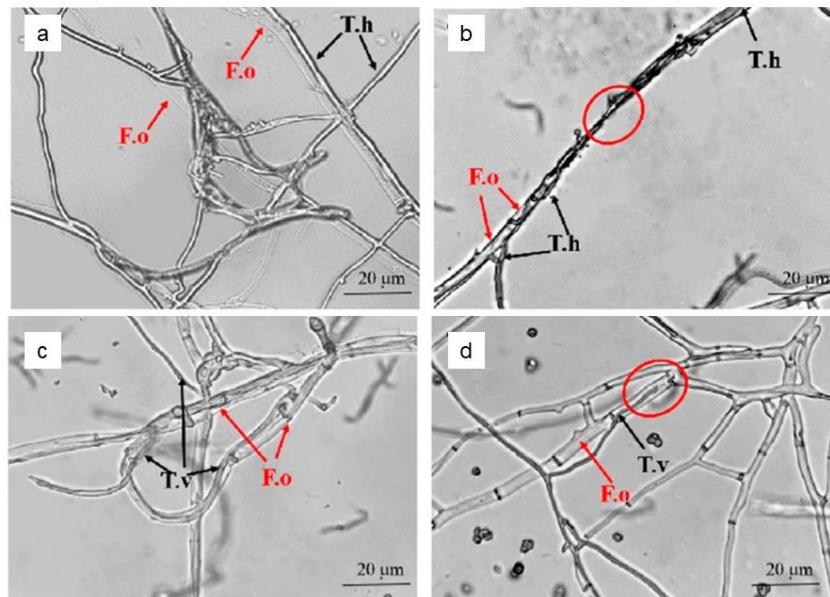
Penggunaan jamur *Trichoderma* sebagai biokontrol merupakan alternatif yang ramah lingkungan yang dapat diterapkan untuk menggantikan fungisida sintetis. *Trichoderma* dapat digunakan secara efisien dalam bentuk spora karena lebih toleran terhadap kondisi lingkungan ekstrem (Khan & Javaid, 2020). Sifat antagonis *Trichoderma* spp. didasarkan pada aktivasi mekanisme secara tidak langsung dan langsung (**Gambar 3**). Mekanisme tidak langsung adalah persaingan untuk ruang dan nutrisi, promosi pertumbuhan, dan induksi pertahanan tanaman. Sementara itu, mekanisme langsung adalah mikoparasitisme, produksi metabolit aktif, dan enzim litik. Kedua mekanisme dapat bertindak secara sinergis tergantung pada spesies dan strain yang digunakan (Stracquadanio *et al.*, 2020).



**Gambar 3.** Zona hambat jamur patogen oleh *T. harzianum*. **a.** Aktivitas inhibisi dual culture *Trichoderma* terhadap jamur patogen *Fusarium oxysporum* **b.** Aktivitas antijamur 1: *Trichoderma*, 2: asam salisilat terhadap *F. oxysporum* **c.** Minimum Inhibitory Concentration (MIC) dari asam salisilat (Al-Surhane, 2022), jurnal open akses, izin penggunaan gambar tidak diperlukan).

*Trichoderma* dapat mengontrol penyakit pada tanaman dengan beberapa mekanisme seperti dengan cara mikoparasitisme. Berdasarkan penelitian Xu *et al.* (2022), *T. harzianum*, *T. virens*, dan *T. afroharzianum* dapat menghambat pertumbuhan miselia patogen pada penyakit akar kedelai busuk *F. oxysporum* secara *in vitro* (**Gambar 4**). *T. harzianum* memiliki kemampuan tumbuh ke arah hifa *F. oxysporum* dan melingkar disekitarnya. *T. virens* melingkar di sekitar hifa dan masuk ke lumen patogen. Sementara itu, hifa *T. afroharzianum*

masuk ke sel lumen *F. oxysporum* dan meluas sehingga mengakibatkan kerusakan dinding sel.



**Gambar 4.** Interaksi hifa dari *T. harzianum* (a,b) dan *T. virens* (c,d) terhadap jamur patogen *F. oxysporum* yang diamati dibawah mikroskop cahaya setelah tiga hari. Area yang ditandai warna merah: interaksi *Trichoderma* dan *F. oxysporum*. Pada gambar terlihat bahwa *Trichoderma* mampu masuk kedalam sel *F. oxysporum* dan merusak dinding sel (Xu *et al.*, 2022), jurnal open akses, izin penggunaan gambar tidak diperlukan).

Abo-Elyousr *et al.* (2014) melaporkan bahwa secara *in vitro* *T. harzianum* dan *T. longibrachiatum* yang diteliti memiliki efek mikoparasitik terhadap jamur *Alternaria porri* penyebab bercak ungu pada bawang merah. *T. harzianum* dan *T. longibrachiatum* memiliki kemampuan untuk menghambat miselia *A. porri* dengan persentase inhibisi sekitar 70-73%. Sementara itu, secara *in vivo* penerapan *T. harzianum* dapat menurunkan penyakit hingga 52 dan 80% sebelum dan sesudah 48 jam inokulasi patogen pada tanaman bawang merah.

*Trichoderma* merupakan sumber metabolit sekunder yang kaya dan penting digunakan dalam pengendalian biologis penyakit tanaman. Senyawa antibiotik dan senyawa *low molecular-weight* yang dihasilkan oleh *Trichoderma* selama interaksi dengan tanaman inang dan patogennya membuat pertumbuhan jamur fitopatogenik terhambat (Khan *et al.*, 2020). Berdasarkan pemaparan di atas, aplikasi *Trichoderma* dapat menjadi alternatif dalam mengendalikan penyakit tanaman. *Trichoderma* memiliki potensi yang dapat diandalkan untuk pertanian berkelanjutan di masa depan.

## 6. KESIMPULAN

Beberapa strain *Trichoderma* terbukti memiliki efek langsung pada tanaman, yaitu meningkatkan pertumbuhan dan hasil tanaman, serta menstimulasi pertahanan tanaman terhadap kerusakan biotik dan abiotik. *Trichoderma* mampu meningkatkan aktivitas beberapa enzim dan antioksidan, sehingga dapat mengurangi efek dari stres abiotik pada tanaman.

## UCAPAN TERIMA KASIH

Proyek penulisan ini didanai oleh Universitas Padjadjaran melalui skema Riset Percepatan Lektor Kepala (RPLK), nomor kontrak 4895/UN6.3.1/PT.00/2021.

## REFERENSI

- Abo-Elyousr, K. A., Abdel-Hafez, S. I., & Abdel-Rahim, I. R. (2014). Isolation of *Trichoderma* and evaluation of their antagonistic potential against *Alternaria porri*. *Journal of Phytopathology*, 162(9), 567-574.
- Abdullah, N. S., Doni, F., Mispan, M. S., Saiman, M. Z., Yusuf, Y. M., Oke, M. A., & Suhaimi, N. S. M. (2021). Harnessing *Trichoderma* in agriculture for productivity and sustainability. *Agronomy*, 11(12), 2559.
- Akbar, M., El-Sabrou, A. M., Shokralla, S., Mahmoud, E. A., Elansary, H. O., Akbar, et al., (2022). Preservation and recovery of metal-tolerant fungi from industrial soil and their application to improve germination and growth of wheat. *Sustainability*, 14(9), 5531.
- Akladios, S. A. & Salwa, M. A. (2012). Application of *Trichoderma harziunum* T22 as a biofertilizer supporting maize growth. *African Journal of Biotechnology*, 11(35), 8672-8683.
- Al-Ani, L. K. T. (2018). *Trichoderma: Beneficial role in sustainable agriculture by plant disease management*. In *Plant Microbiome: Stress Response*. Egamberdieva, D., Ahmad, P., Eds. *Springer*, 105-126.
- Al-Rajhi, A. M. (2013). Impact of Biofertilizer *Trichoderma harzianum* Rifai and the biomarker changes in *Eruca sativa* L. plant grown in metal-polluted soils. *World Applied Sciences Journal*, 22(2), 171-180.
- Al-Surhanee, A. A. (2022). Protective role of antifusarial eco-friendly agents (*Trichoderma* and salicylic acid) to improve resistance performance of tomato plants. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 29(4), 2933-2941.
- Anam, G. B., Reddy, M. S., & Ahn, Y. H. (2019). Characterization of *Trichoderma asperellum* RM-28 for its sodic/saline-alkali tolerance and plant growth promoting activities to alleviate toxicity of red mud. *Science of the Total Environment*, 662, 462-469.
- Bernal-Vicente, A., Pascual, J. A., Tittarelli, F., Hernández, J. A., & Diaz-Vivancos, P. (2014). *Trichoderma harzianum* T-78 supplementation of compost stimulates the antioxidant defence system in melon plants. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 95(11), 2208-2214.
- Bitas, V., Kim, H.S., Bennett, J.W., & Kang, S. (2013). Sniffing on microbes: diverse roles of microbial volatile organic compounds in plant health. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 26, 835-843.
- Cai, Feng., Yu, Guanghui., Wang, Ping., Wei, Zhong., Fu, Lin., Shen, Qirong., & Chen, Wei. (2013). Harzianolide, a novel plant growth regulator and systemic resistance elicitor from *Trichoderma harzianum*. *Plant Physiology and Biochemistry*, 73, 106-113.
- Cetinel, A.H.S., Gokce, A., Erdik, E., Cetinel, B., & Cetinkaya, N. (2021). The Effect of *Trichoderma citrinoviride* treatment under salinity combined to *Rhizoctonia solani* infection in strawberry (*Fragaria x ananassa* Duch.). *Agronomy*, 11(8), 1589.
- Contreras-Cornejo, H. A., Macias-Rodriguez, L., Beltran-Pena, E., Herrera-Estrella, A., & Lopez-Bucio, J. (2011). *Trichoderma*-induced plant immunity likely involves both hormonal-and camalexin dependent mechanisms in *Arabidopsis thaliana* and confers resistance against necrotrophic fungus *Botrytis cinerea*. *Plant Signaling & Behavior*, 6(10), 1554-1563.
- Cornejo-Ríos, K., Osorno-Suárez, M. D. P, Hernández-León, S., Reyes-Santamaría, M. I., Juárez-Díaz, J. A., Pérez-España, V. H., Peláez-Acero, A., Madariaga-Navarrete, A., &

- Saucedo-García, M. (2021). Impact of *Trichoderma asperellum* on chilling and drought stress in tomato (*Solanum lycopersicum*). *Horticulturae*, 7(10), 385.
- De Padua, J. C., & dela Cruz, T. E. E. (2021). Isolation and characterization of nickel-tolerant *Trichoderma* strains from marine and terrestrial environments. *Journal of Fungi*, 7(8), 591.
- Doni, F., Zain, C. R. C. M., Isahak, A., Fathurrahman, F., Sulaiman, N., Uphoff, N., & Yusoff, W. M. W. (2017). Relationships observed between *Trichoderma* inoculation and characteristics of rice grown under system of rice intensification (SRI) vs. conventional methods of cultivation. *Symbiosis*, 72(1), 45-59.
- Doni, F., Che, R.C.M.Z., Anizan, I., Fathurrahman, F., Azwir, A., Wan, N. W. M., & Norman, U. (2018). A simple, efficient, and farmer-friendly *Trichoderma*-based biofertilizer evaluated with the SRI rice management system. *Organic Agriculture*, 8, 207-223.
- Doni, F., Suhaimi, N. S. M., Mispan, M. S., Fathurrahman, F., Marzuki, B. M., Kusmoro, J., & Uphoff, N. (2022). Microbial contributions for rice production: from conventional crop management to the use of 'omics' technologies. *International Journal of Molecular Sciences*, 23(2), 737.
- El-Kazzaz, M. K., Ghoneim, K. E., Agha, M. K. M., Helmy, A., Behiry, S. I., Abdelkhalek, A., & Elsharkawy, M. M. (2022). Suppression of pepper root rot and wilt diseases caused by *Rhizoctonia solani* and *Fusarium oxysporum*. *Life*, 12(4), 587.
- Enders, T.A. & Strader, L.C. (2015). Auxin activity: past, present, and future. *American Journal of Botany*, 102, 180-196.
- FAO. (2017). *The future of food and agriculture – Trends and challenges*. Rome.
- Fincheira, P., & Quiroz, A. (2018). Microbial volatiles as plant growth inducers. *Microbiological Research*, 208, 63-75.
- Finkel, O.M., Castrillo, G., Herrera Paredes, S., Salas González, I., & Dangl, J.L. (2017). Understanding and exploiting plant beneficial microbes. *Plant Biology*, 38, 155-163.
- Ghorbanpour, A., Salimi, A., Ghanbary, M. A. T., Pirdashti, H., & Dehestani, A. (2018). The effect of *Trichoderma harzianum* in mitigating low temperature stress in tomato (*Solanum lycopersicum* L.) plants. *Scientia Horticulturae*, 230, 134-141.
- Grillo, O., & Venora, G. (2011). *Biodiversity of Trichoderma in Neotropics*. INTECH Open, 303. doi: 10.5772/23378.
- Halifu, S., Deng, X., Song, X., Song, R., & Liang, X. (2020). Inhibitory mechanism of *Trichoderma virens* ZT05 on *Rhizoctonia solani*. *Plants*, 9 (7), 912.
- Harman, G.E. (2006). Overview of mechanisms and uses of *Trichoderma* spp. *Phytopathology*, 96, 190-194.
- Harman, G.E., C.R. Howell, A. Vitrebo, I. Chet, and M. Lorito. (2004). *Trichoderma* species opportunistic, arivulent plant symbionts. *Nature Reviews Microbiology*, 2, 43-56.
- Harman, G. E., Doni, F., Khadka, R. B., & Uphoff, N. (2021). Endophytic strains of *Trichoderma* increase plants' photosynthetic capability. *Journal of Applied Microbiology*, 130 (2), 529-546.
- Harman, G.E. (2000). Myths and dogmas of biocontrol: changes in perceptions derived from research on *Trichoderma harzianum* T-22. *Plant Disease*, 84 (4), 377-393.
- Harman, G.E., & Bjorkman, T. (2005). *Potential and existing uses of Trichoderma and Gliocladium for plant disease control and plant growth enhancement*. In: Harman, G.E., Kubicek, C.P. (Eds.), *Trichoderma and Gliocladium*, vol. 2. Taylor & Francis Ltd, London, 229-265.

- Harman, G. E. (2011). Multifunctional fungal plant symbionts: new tools to enhance plant growth and productivity. *New Phytologist*, 189(3), 647-649.
- Hassan, H. S., Mohamed, A. A., Feleafel, M. N., Salem, M. Z., Ali, H. M., Akrami, M., & Abd-Elkader, D. Y. (2021). Natural plant extracts and microbial antagonists to control fungal pathogens and improve the productivity of zucchini (*Cucurbita pepo* L.) in vitro and in greenhouse. *Horticulturae*, 7(11), 470.
- Hyakumachi, M., & Kubota, M. (2003). Fungi as plant growth promoter and disease suppressor. *Fungal Biotechnology in Agricultural Food and Environmental Application*, 21, 101-110.
- Ilangumaran, G., & Smith, D. L. (2017). Plant growth promoting rhizobacteria in amelioration of salinity stress: a systems biology perspective. *Frontiers in Plant Science*, 8, 1768.
- Inayati, A., Liliek, S., Luqman, Q.A., & Eriyanto, Y. (2020). *Trichoderma virens*-Tv4 enhances growth promoter and plant defenserelated enzymes of mungbean (*Vigna radiata*) against soil-borne pathogen *Rhizoctonia solani*. *Biodiversitas*, 21(6), 2410-2419.
- Ji, Shida., Liu, Zhihua., Liu, Bin., Wang, Yucheng., & Wang, Jinjie. (2020). The effect of *Trichoderma* biofertilizer on the quality of flowering Chinese cabbage and the soil environment. *Scientia Horticulturae*, 262, 2-8.
- Kang, S., Lumactud, R., Li, N., Bell, T. H., Kim, H. S., Park, S. Y., & Lee, Y. H. (2021). Harnessing chemical ecology for environment-friendly crop protection. *Phytopathology*, 111(10), 1697-1710.
- Khan, I. H., & Javaid, A. (2020). In vitro biocontrol potential of *Trichoderma pseudokoningii* against *Macrophomina phaseolina*. *International Journal of Agriculture and Biology*, 24(4), 730-736.
- Khan, R. A. A., Najeeb, S., Mao, Z., Ling, J., Yang, Y., Li, Y., & Xie, B. (2020). Bioactive secondary metabolites from *Trichoderma* spp. against phytopathogenic bacteria and root-knot nematode. *Microorganisms*, 8(3), 401.
- Khomari, S., Golshan-Doust, S., Seyed-Sharifi, R., & Davari, M. (2017). Improvement of soybean seedling growth under salinity stress by biopriming of high-vigour seeds with salt-tolerant isolate of *Trichoderma harzianum*. *New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science*, 46, 117-132.
- Köhl, J., Kolnaar, R., & Ravensberg, W. J. (2019). Mode of action of microbial biological control agents against plant diseases: relevance beyond efficacy. *Frontiers in plant science*, 845.
- Kottb, M., Gigolashvili, T., Grobkinsky, D.K., & Piechulla B. (2015). *Trichoderma* volatiles effecting *Arabidopsis*: from inhibition to protection against phytopathogenic fungi. *Frontiers in Microbiology*, 6, 995.
- Kubicek, C. P., Mach, R. L., Peterbauer, C. K., & Lorito, M. (2001). *Trichoderma*: from genes to biocontrol. *Journal of Plant Pathology*, 11-23.
- Kumari, P and Kumar, P. (2020). *Trichoderma* fungus in mitigation of rhizosphere arsenic: with special reference to biochemical changes. *Plant Archives*, 20(2), 3512-3517.
- Li, R. X., Cai, F., Pang, G., Shen, Q. R., Li, R., & Chen, W. (2015). Solubilisation of phosphate and micronutrients by *Trichoderma harzianum* and its relationship with the promotion of tomato plant growth. *PloS One*, 10, e0130081.
- Lombardi, N., Caira, S., Troise, A.D., Scaloni, A., Vitaglione, P., Vinale, F., Marra, R., Salzano, A.M., Lorito, M, & Woo S.L. (2020). *Trichoderma* applications on strawberry plants modulate the physiological processes positively affecting fruit production and quality. *Frontiers in Microbiology*, 11, 1364.

- Lombardi, N., Salzano, A. M., Troise, A. D., Scaloni, A., Vitaglione, P., Vinale, F., & Woo, S. L. (2020). Effect of *Trichoderma* bioactive metabolite treatments on the production, quality, and protein profile of strawberry fruits. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 68 (27), 7246-7258.
- Mahato, S., Susmita, B., & Jiban, S. (2018). Effect of *Trichoderma Viride* as biofertilizer on growth and yield of wheat. *Malaysian Journal of Sustainable Agriculture*, 2, 1-5.
- Mahmoud, G. A. E., Abdel-Sater, M. A., Al-Amery, E., & Hussein, N. A. (2021). Controlling *Alternaria cerealis* MT808477 tomato phytopathogen by *Trichoderma harzianum* and tracking the plant physiological changes. *Plants*, 10(9), 1846.
- Manoharachary, C., Harikesh, B.S., & Ajit, V. (2020). *Trichoderma: Agricultural Applications and Beyond*. Switzerland: Springer Nature.
- Martinez-Medina, A., Roldan, A., & Pascual, J.A. (2011). Interaction between arbuscular mycorrhizal fungi and *Trichoderma harzianum* under conventional and low input fertilization field condition in melon crops: growth response and *Fusarium* Wilt biocontrol. *Applied Soil Ecology*, 47(2), 98-105.
- Meena, R.S., Kumar, S., Datta, R., Lal, R., Vijayakumar, V., Brtnicky, M., & Pathan, S.I. (2020). Impact of agrochemicals on soil microbiota and management: a review. *Land*, 9 (2), 34.
- Mukhopadhyay, R., & Kumar, D. (2020). *Trichoderma*: a beneficial antifungal agent and insights into its mechanism of biocontrol potential. *Egyptian Journal of Biological Pest Control*, 30(1), 1-8.
- Mulatu, A., Megersa, N., Abena, T., Kanagarajan, S., Liu, Q., Tenkegna, T. A., & Vetukuri, R. R. (2022). Biodiversity of the genus *Trichoderma* in the rhizosphere of coffee (*Coffea arabica*) plants in Ethiopia and their potential use in biocontrol of coffee wilt disease. *Crops*, 2(2), 120-141.
- Novianti, D., Basyah, B., & Kesumawati, E. (2021). The effect of *Trichoderma harzianum* dose and shallot population (*Allium cepa* L.) on chili production (*Capsicum annum* L.) by intercropping system. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*, 922.
- Pascale, A., Proietti, S., Pantelides, I. S., & Stringlis, I. A. (2020). Modulation of the root microbiome by plant molecules: the basis for targeted disease suppression and plant growth promotion. *Frontiers in Plant Science*, 10, 1741.
- Poveda, J. (2020). *Trichoderma parareesei* favors the tolerance of rapeseed (*Brassica napus* L.) to salinity and drought due to a chorismate mutase. *Agronomy*, 10(1), 118.
- Racić, G., Vukelić, I., Prokić, L., Ćurčić, N., Zorić, M., Jovanović, L., & Panković, D. (2018). The influence of *Trichoderma brevicompactum* treatment and drought on physiological parameters, abscisic acid content and signalling pathway marker gene expression in leaves and roots of tomato. *Annals of Applied Biology*, 173, 213-221.
- Rafael da Silva, L., Valadares-Inglis, M.C., Peixoto, G.H.S., de Luccas, B.E.G, Muniz, P.H.P.C., Martins, D.M., & de Mello, S.C.M. (2020). Volatile organic compounds emitted by *Trichoderma azevedoi* promote the growth of lettuce plants and delay the symptoms of white mold. *Biological Control*, 152, 104447.
- Rahman, A., M. F. Begum, M. Rahman, M. A. Bari, G. N. M. Ilias, 152 (2021): 104447. & M. F. Alam. (2011). Isolation and identification of *Trichoderma* Species from different habitats and their use for bioconversion of solid waste. *Turkish Journal of Biology*, 35, 183-194.
- Rebolledo-Prudencio, O. G., Dautt-Castro, M., Estrada-Rivera, M., del Carmen González-López, M., Jijón-Moreno, S., & Casas-Flores, S. (2020). *Trichoderma* in the rhizosphere: an approach toward a long and successful symbiosis with plants. *In New and Future Developments in Microbial Biotechnology and Bioengineering*, 3-38.

- Rouphael, Y., Cardarelli, M., Bonini, P., & Colla, G. (2017). Synergistic action of a microbialbased biostimulant and a plant derived-protein hydrolysate enhances lettuce tolerance to alkalinity and salinity. *Frontiers in Plant Science*, 8, 131.
- Rubio, M. B., Hermosa, R., Vicente, R., Gómez-Acosta, R., Morcuende, R., Monte, E., & Bettiol, W. (2017). 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. *Frontiers in Plant Science*, 8, 294.
- Sani, M. N. H., Hasan, M., Uddain, J., & Subramaniam, S. (2020). Impact of application of *Trichoderma* and biochar on growth, productivity and nutritional quality of tomato under reduced NPK fertilization. *Annals of Agricultural Sciences*, 65(1), 107-115.
- Schuster A, Schmoll M. (2010). Biology and biotechnology of *Trichoderma*. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 87, 787-799.
- Shah, S., Nasreen, S., & Sheikh, P.A. (2012). Cultural and morphological characterization of *Trichoderma* sp. associated with green mold disease of *Pleutorus* sp. in Kashmir. *Research Journal of Microbiology*, 7(2),139-144.
- Shoresh, M., F. Mastouri & G. E. Harman. (2010). Induced systemic resistance and plant responses to fungal biocontrol agents. *Annual Review of Phytopathology*, 48, 21-43.
- Shukla, N., Awasthi, R. P., Rawat, L., & Kumar, J. (2014). Seed biopriming with drought tolerant isolates of *Trichoderma harzianum* promote growth and drought tolerance in *Triticum aestivum*. *Annals of Applied Biology*, 166(2), 171-182.
- Silletti, S., Di Stasio, E., Van Oosten, M. J., Ventorino, V., Pepe, O., Napolitano, M., Marra, R., Woo, S. L., Cirillo, V., & Maggio, A. (2021). Biostimulant activity of *Azotobacter chroococcum* and *Trichoderma harzianum* in durum wheat under water and nitrogen deficiency. *Agronomy*, 11(2), 380.
- Siddiquee, S. (2017). Practical handbook of the biology and molecular diversity of *Trichoderma* species from tropical regions (Vol. 431). Cham: Springer International Publishing.
- Singh, J., Rajput, R. S., Singh, P., Ray, S., Vaishnav, A., Singh, S. M., & Singh, H. B. (2021). Screening, isolation and characterization of heat stress tolerant *Trichoderma* isolates: sustainable alternative to climate change. *Plant Archives*, 21(1), 1717-1734.
- Sofa, A., Scopa, A., Manfra, M., De Nisco, M., Tenore, G. et al. (2011). *Trichoderma harzianum* strain T-22 induces changes in phytohormone levels in cherry rootstocks (*Prunus cerasus* × *P. canescens*). *Plant Growth Regulation*, 65, 421-425.
- Spaepen, S., & Vanderleyden, J. (2011). Auxin and plant-microbe interactions. *Cold Spring Harbor perspectives in biology*, 3(4), a001438.
- Sparta, A., & Emilda, D. (2020). Growth evaluation of banana cv. barangan as the effect of *Trichoderma* sp. and covering types during acclimatization process. *Journal of Sustainable Agriculture*, 35(2), 268-277.
- Stracquadanio, C., Quiles, J. M., Meca, G., & Cacciola, S. O. (2020). Antifungal activity of bioactive metabolites produced by *Trichoderma asperellum* and *Trichoderma atroviride* in liquid medium. *Journal of Fungi*, 6(4), 263.
- Tanimoto, E. (2005). Regulation of root growth by plant hormones: roles for auxin and gibberellin. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 24 (4), 249-265.
- Tchameni, S.N., Sameza, M.L., O'donovan, A., Fokom, R., Ngonkeu, E.L.M, Wakam Nana, L. & Nwaga, D. (2017). Antagonism of *Trichoderma asperellum* against *Phytophthora megakarya* and its potential to promote cacao growth and induce biochemical defence. *Mycology*, 8(2), 84-92.

- Tegene, S., Dejene, M., Terefe, H., Tegegn, G., Tena, E., & Ayalew, A. (2021). Evaluation of native *Trichoderma* isolates for the management of sugarcane smut (*Ustilago scitaminea*) in sugar plantations of Ethiopia. *Cogent Food & Agriculture*, 7(1), 1872853.
- Todorovic, B. & Glick, B.R. (2008). The interconversion of ACC deaminase and D-cysteine desulphydrase by directed mutagenesis. *Planta*, 229, 193–205.
- Tripathi, R., Keswani, C., & Tewari, R. (2021). *Trichoderma koningii* enhances tolerance against thermal stress by regulating ROS metabolism in tomato (*Solanum lycopersicum* L.) plants. *Journal of Plant Interactions*, 16(1), 116-125.
- Troiano, D., V. Orsat., & M.J. Dumont. (2020). Status of filamentous fungi in integrated biorefineries. *Renewable and Sustainable Energy Reviews*, 117, 109472
- Trovato, M., Mattioli, R., & Costantino, P. (2008). Multiple roles of proline in plant stress tolerance and development. *Rendiconti Lincei. Scienze Fisiche e Naturali*, 19(4), 325-346.
- Velasco, P., Rodriguez, V.M., Soengas, P., & Poveda J. (2021). *Trichoderma hamatum* increases productivity, glucosinolate content and antioxidant potential of different leafy brassica vegetables. *Plants*, 10, 2449.
- Viterbo, A., Landau, U., Kim, S., Chernin, L. & Chet, I. (2010). Characterization of ACC deaminase from the biocontrol and plant growth-promoting agent *Trichoderma asperellum* T203. *FEMS Microbiology Letter*, 305, 42-48.
- Xu, H., Yan, L., Zhang, M., Chang, X., Zhu, D., Wei, D., & Yang, W. (2022). Changes in the density and composition of rhizosphere pathogenic fusarium and beneficial *Trichoderma* contributing to reduced root rot of intercropped soybean. *Pathogens*, 11(4), 478.
- Yadav, M., Dubey, M. K., & Upadhyay, R. S. (2021). Systemic resistance in chilli pepper against anthracnose (caused by *Colletotrichum truncatum*) induced by *Trichoderma harzianum*, *Trichoderma asperellum* and *Paenibacillus dendritiformis*. *Journal of Fungi*, 7(4), 307.
- Yedidia, I., Srivastva, A.K., Kapulnik, Y., & Chet, I. (2001). Effect of *Trichoderma harzianum* on microelement concentrations and increased growth of cucumber plants. *Plant Soil*, 235, 235-242.
- Yones, A. M., & Kayim, M. (2021). Molecular Characterization of *Trichoderma* spp. with Biocontrol Ability Against Faba Bean Chocolate Spot (*Botrytis cinerea* Pers. ex Fr.). *Plant Cell Biotechnology and Molecular Biology*, 22, 52-63.
- You, J., Li, G., Li, C., Zhu, L., Yang, H., Song, R., & Gu, W. (2022). Biological control and plant growth promotion by volatile organic compounds of *Trichoderma koningiopsis* T-51. *Journal of Fungi*, 8(2), 131.
- Yuan, H., Zhu, Z., Liu, S., Ge, T., Jing, H., Li, B., Liu, Q., Lynn, T.M., Wu, J., & Kuzyakov, Y., (2016). Microbial utilization of rice root exudates: 13 C labeling and PLFA composition. *Biology and Fertility of Soils*, 52, 615-627.
- Zhang, F., Wang, Y., Liu, C., Chen, F., Ge, H., Tian, F., Yang, T., Ma, K., & Zhang, Y. (2019). *Trichoderma harzianum* mitigates salt stress in cucumber via multiple responses. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 170, 436–445.
- Zhu, N., Zhou, J. J., Zhang, S. W., & Xu, B. L. (2022). Mechanisms of *Trichoderma longibrachiatum* T6 fermentation against valsa mali through inhibiting its growth and reproduction, pathogenicity and gene expression. *Journal of Fungi*, 8(2), 113.
- Zin, N.A., & Badaluddin, N.A. (2020). Biological functions of *Trichoderma* spp. for agriculture applications. *Annals of Agricultural Sciences*, 65(2), 168-178.