

Использование микромицетов рода *Trichoderma* и консорциумов на их основе в агробиотехнологии (обзор)

© 2024. Л. И. Домрачева^{1,2}, д. б. н., профессор,
П. А. Стариков¹, аспирант, А. Л. Ковина¹, к. б. н., доцент,
Т. Я. Ашихмина^{2,3}, д. т. н., г. н. с., зав. лабораторией,
¹Вятский государственный агротехнологический университет,
610017, Россия, г. Киров, Октябрьский проспект, д. 133,
²Институт биологии Коми научного центра
Уральского отделения Российской академии наук,
167982, Россия, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28,
³Вятский государственный университет,
610000, Россия, г. Киров, ул. Московская, д. 36,
email: dli-alga@mail.ru

В обзоре представлены результаты исследований роли микромицетов рода *Trichoderma* в почвенных микробиомах, возникающих синтрофных связей способствующих совместному процветанию различных микробных триходермальных консорциумов. Показано, что физиолого-биохимические особенности триходермы служат основой для создания биопрепаратов полифункционального действия, в частности, для использования в сельском хозяйстве в качестве агента биоконтроля, стимулятора роста высших растений, биоремедиатора загрязнённых почв. Особый интерес представляют исследования, посвящённые созданию ассоциаций триходермы с азотфиксирующими бактериями, поскольку в перспективе именно подобные биопрепараты обладают наибольшим потенциалом как в защите растений от инфекций, так и в повышении плодородия почвы.

Ключевые слова: *Trichoderma*, антагонизм, азотфиксаторы, *Fischerella*, *Rhizobium*, микробные ассоциации.

Application of *Trichoderma* micromycetes and trichoderma-based consortia in agrobiotechnology (review)

© 2024. L. I. Domracheva^{1,2} ORCID: 0000-0002-7104-3337, P. A. Starikov¹ ORCID: 0000-0002-3205-6696,
A. L. Kovina¹ ORCID: 0000-0003-0503-3402, T. Ya. Ashikhmina^{2,3} ORCID: 0000-0003-4919-0047,
¹Vyatka State Agrotechnological University,
133, Oktyabrskiy Prospekt, Kirov, Russia, 610017,
²Institute of Biology of the Komi Science Centre of the Ural Branch
of the Russian Academy of Sciences,
28, Kommunisticheskaya St., Syktyvkar, Russia, 167982,
³Vyatka State University,
36, Moskovskaya St., Kirov, Russia, 610000,
e-mail: dli-alga@mail.ru.

The review presents the results of studies on the role of *Trichoderma* spp. micromycetes in soil microbiomes, on the emerging syntrophic relationships that promote the co-prosperity of various microbial trichoderma consortia. Physiological and biochemical characteristics of *Trichoderma* is the basis for the creation of biological products with multifunctional action, in particular, for use in agriculture as a biocontrol agent, a growth stimulator of higher plants, and a bioremediator of contaminated soils. Of particular interest are studies devoted to the creation of associations of *Trichoderma* with nitrogen-fixing bacteria, since in the future it is precisely such biological products that have the greatest potential both in protecting plants from infections and in increasing soil fertility. Analysis of literary data shows that *Trichoderma* spp. is one of the most promising agrobiotechnology objects. Their unique properties applied in agriculture are due to their metabolism characteristics, the specificity of the secreted secondary metabolites, as well as the ability to symbiotic and antagonistic relationships with other organisms, both microbes and higher plants. *Trichoderma* was originally used as a phytopathogen antagonist in the development of biological products due to the release of various antibiotics. In addition to

antibiosis, the protective properties of *Trichoderma* towards higher plants are manifested in the ability to mycoparasitize phytopathogens through chemotrophic and chitinase activity. An inventory of *Trichoderma* exometabolites shows that a significant portion of its produced compounds positively affect higher plants, including growth-stimulating and immunomodulatory effect, the ability to destroy mycotoxins, and to activate water exchange and photosynthesis processes. The combined use of *Trichoderma* with free-living and symbiotic nitrogen fixers is of particular interest in recent years. Research on the use of such consortia has shown the prospects for application not only in equatorial and subequatorial latitudes but also in the temperate climatic zone.

Keywords: *Trichoderma*, antagonism, nitrogen fixers, *Fischerella*, *Rhizobium*, microbial associations.

Микромицеты рода *Trichoderma* – постоянные обитатели любых типов почвы. Кроме свободно живущих в почве представителей триходермы, её находят среди колонизаторов мёртвого органического вещества и среди эндофитов, ассоциированных с разными видами высших растений [1]. Триходерму изучают более 200 лет. Первые описания некоторых видов данного рода были проведены ещё в конце 18 – начале 20 века: *T. viride* (1794), *T. roseum* (1795), *T. lignorum* (1871), *T. koningii* (1902) [2]. Ревизия видов рода проводилась неоднократно [3, 4]. Она шла с использованием авторами морфологических и телеоморфных характеристик гриба, а также с применением молекулярно-генетических методов полиморфизма длин рестриктационных фрагментов (ПДРФ), маркеров случайно амплифицированных полиморфных ДНК и филогенетических маркеров, кодирующих вариационное секвенирование для молекулярной идентификации. В результате в пределах рода *Trichoderma* в настоящее время выделяют более 400 видов [5].

Практическое использование триходермы в сельском хозяйстве началось в 1920–1930-х гг. [6, 7]. Повышенное внимание исследователей к микромицетам р. *Trichoderma* обусловлено физиолого-биохимическими свойствами этих грибов, которые не только определяют их важную роль в почвенных микробиомах, но и дают возможность широкого использования в агробιοтехнологии, защите окружающей среды, биоремедиационных мероприятиях. Важнейшими для сельского хозяйства свойствами триходермы являются её конкурентоспособность в почвенных экосистемах, а также микопаразитизм по отношению к фитопатогенам, антибиоз, устойчивость к различным стрессовым факторам [8–10]. Поэтому триходерму считают одним из главных объектов биоконтроля. При этом действие триходермы на фитопатогенов может быть как прямое – выделение антибиотиков и способность к микопаразитизму, так и не прямое, обусловленное конкуренцией с патогенами за питательные вещества и про-

странство, модификацией условий внешней среды, содействием в защите и стимуляции роста растений. Если культуру триходермы используют для предпосевной обработки семян, то в дальнейшем прорастающий мицелий гриба способен к образованию на поверхности корней массовых разрастаний, формируя своеобразное симбиотическое эндофитное растительно-грибное сообщество [11].

Цель работы – на основе литературных данных проанализировать возможные многоканальные пути использования микромицетов рода *Trichoderma* в агробιοтехнологии как в монокультуре, так и в составе искусственно сконструированных ассоциаций.

Объекты и методы исследования

При написании обзора использованы литературные источники с 1967 по 2023 гг. из базы данных научной электронной библиотеки. Обсуждаются и анализируются публикации ведущих отечественных и зарубежных учёных-исследователей, посвящённые изучению микромицетов р. *Trichoderma*, их физиолого-биохимических и экологических особенностей, позволяющих использовать представителей данного рода для повышения плодородия почвы, подавления фитопатогенов, деструкции микотоксинов. Приводятся сведения о возможности создания ассоциаций триходермы с другими группами полезных микроорганизмов для повышения эффективности биопрепаратов, применяемых в сельском хозяйстве.

Поиск источников проводили при помощи систем Яндекс и Google, а также на сайте eLIBRARY.RU по поисковым запросам: *Trichoderma*, азотфиксаторы, экзометаболиты, микотоксины, микробные ассоциации, биопрепараты, почвенные биомы.

Физиолого-биохимические и экологические особенности

Триходерма, как и другие почвенные микромицеты и бактерии, являясь участником микробиома, постоянно вступает в межорга-

низменные связи, создавая синтрофные сети, основанные, в частности, на обмене сложными сигналами минерализационной активности – целлюлозолитической, лигнолитической, пептидолитической и др. [12–14]. Полифагия триходермы обуславливает её одновременную способность к сапротрофии, к паразитическому и антагонистическому действию по отношению к фитопатогенам. При этом отмечается встречаемость триходермы в различных типах почвы в широком диапазоне кислотности, солевого режима, концентрации тяжёлых металлов и температур [9, 15]. Предполагают, что механизмы подобной устойчивости обеспечиваются синтезом специфических соединений, таких как ростовые вещества, гидролитические ферменты, сидерофоры, антибиотики, пермеазы, способствующие передвижению углерод-азотсодержащих веществ. Метаболизм триходермы способен настраиваться на сверхпродукцию подобных метаболитов, что делает эти грибы незаменимыми в биоконтроле [16, 17]. Изучение антагонистической и паразитической активности триходермы особенно продуктивно, когда рассматривается триада участников подобных отношений: триходерма – растение – патоген и роль каждого партнёра в этом взаимодействии [18, 19].

Механизмы паразитической и антагонистической активности триходермы определяются её физиолого-биохимическими возможностями.

Микопаразитизм триходермы. Микопаразитизм – свойство триходермы использовать в качестве источника питания мицелий живых грибов, в первую очередь, паразитических [20]. На уровне отношений гриб – гриб триходерма способна осуществлять хемотрофный рост в направлении хозяина с выделением особых экстрацеллюлярных веществ, способствующих соединению гифов паразита (в данном случае, триходермы) и хозяина [21]. Контакт партнёров усиливается в дальнейшем с образованием у триходермы апрессориев – утолщённых верхушек гифов, атакующих гифы хозяина. Мицелий триходермы, прорастая в клетки фитопатогенов, вызывает их вздутие, деформацию, укорачивание, сокращение объёма протопласта и разрушение клеточных стенок под действием ферментов хитиназ и глюканаз. Эти ферменты обладают синергичным действием и способны усиливать действие друг друга. Следующий этап микопаразитизма триходермы – гидролиз внутренних полимеров, что обеспечивает осмолитическое питание паразита [6, 7, 22]. Триходерма спо-

собна паразитировать на фитопатогенных грибах более 18 родов, включая pp. *Phytium*, *Phytophthora*, *Rhizoctonia*, *Peronospora*.

Исследования механизма паразитизма трёх видов триходермы (*T. atroviride*, *T. virens*, *T. reesei*) против фитопатогенного гриба *Rhizoctonia solani* показали, что механизм транскрипции у них меняется ещё до физического контакта с патогеном. Это выражается в продукции вторичных метаболитов (глюканаз, различных протеаз, цистеина), которые обеспечивают контакт фитопатогена и его паразита [23].

Паразитическая активность триходермы проявляется не только по отношению к другим грибам, но и к некоторым насекомым. Случаи триходермального паразитизма на насекомых были выявлены на примере тли, обитающей на томатах, корни которых были инокулированы культурой триходермы [24]. Экспериментальная мультитрофическая система в данном эксперименте включала растение (*Solanum lycopersicum*), корнеассоциированный агент биоконтроля (*T. longibrachiatum*) и тлю (*Macrosiphum euphorbiae*). Выделяемые грибом летучие метаболиты существенно снизили численность популяции насекомых. Авторы исследования предполагают, что полученные результаты могут стать основой новой стратегии защиты растений от насекомых-вредителей.

Существенный ущерб урожаю, помимо насекомых, наносят и нематоды. Они опасны ещё и тем, что, прогрызая корни растений, облегчают возможность попадания в растение фитопатогенных микроорганизмов. И в данном случае были обнаружены виды триходермы, способные паразитировать на этих круглых червях, вызывая гибель взрослых особей и их яиц [22, 25]. Правда, механизм этого явления до сих пор остаётся неясным.

Антагонизм триходермы и её вторичные метаболиты. Биологический контроль развития фитопатогенов основан на использовании таких полезных микроорганизмов, которые способны, благодаря выделению специфических метаболитов, подавлять инфекционные болезни растений и обеспечивать их позитивное развитие. Подавление болезней растений агентами биоконтроля базируется на триаде складывающихся отношений между растением, патогеном и микробным сообществом, содержащим антагонисты [6, 26, 27]. Среди почвенных антагонистов-изолятов одна из ведущих позиций принадлежит именно грибам р. *Trichoderma*. Выявление антаго-

нистической активности триходермы против конкретных фитопатогенов начинается, как правило, с изучения их взаимодействия на уровне чистых культур или при прямом контакте, или при воздействии метаболитов. Например, был проведён опыт, в ходе которого доказана фунгитоксичность экзометаболических метаболитов *T. longibrachiatum* для таких фитопатогенов, как *Fusarium oxysporum*, *Aspergillus niger* и *A. tamaris* [28].

Защита растений, угнетение патогенов под влиянием антагонистов происходит при разных почвенных условиях и в разных климатических зонах. Взаимодействие между растением и триходермой обеспечивается, в частности, способностью многих видов триходермы продуцировать элиситоры и индуцировать устойчивость растения за счёт колонизации корней [29]. Одна из задач агротехнологической стратегии в этом плане – создание успешных ассоциаций между растением и антагонистом. Антагонистическая активность триходермы обусловлена ярко выраженной способностью к синтезу вторичных метаболитов различной химической природы, вызывающих необратимые последствия в клетках восприимчивых к ним микроорганизмов [30, 31]. Именно эта способность триходермы к синтезу экзометаболических метаболитов, обладающих антибиотической активностью по отношению к фитопатогенам, лежит в основе создания биопрепаратов, широко используемых в сельском хозяйстве для борьбы с грибными и бактериальными болезнями растений. Детальный обзор характера действия этих вторичных метаболитов и их химический состав приведён в работе [32]. Существуют многочисленные примеры антагонистической активности различных видов триходермы против фитопатогенов как в модельных лабораторных экспериментах, так и в условиях полевых опытов. Так, при изучении антагонистической активности 5 изолятов *Trichoderma* spp. (*T. harzianum*, *T. koningii*, *T. longibrachiatum*, *T. viride* DSM63065, *T. viride*) против *Fusarium oxysporum* и *Rhizoctonia solani*, вызывающих поражение корней хлопка, было выявлено ингибирование фитопатогенных грибов, что даёт основания использовать эти штаммы для изготовления коммерческих препаратов [15]. В другом исследовании было выделено 10 изолятов триходермы из ризосферной почвы под различными растениями [33]. Определение их антагонистической активности против 5 почвенных фитопатогенов (*Rhizoctonia solani*, *Fusarium oxysporum*, *Macrophomina phaseolina*, *Sclerotinia rolfsii*) показало, что во

всех случаях установлен высокий уровень ингибирования патогенов вследствие выделения определённых триходермальных метаболитов, характерных для каждого изолята и эффективных против определённых патогенов.

Многогранную роль играют различные виды триходермы при выращивании риса [34, 35]. Такие виды, как *T. harzianum*, *T. asperillum*, *T. viride* и *T. atroviride* способствуют увеличению урожая риса, который является основной пищевой культурой для значительной части человечества. Помимо способности к уничтожению фитопатогенов как из-за микопаразитизма, так и из-за антагонистической антибиотической активности механизмы положительного влияния триходермы на рис включают: минерализационную активность, за счёт чего почва обогащается минеральными элементами, необходимыми для растений; обеспечение устойчивости к засолению; фосфатмобилизующую активность.

Например, высокий уровень антибиотической активности против нескольких видов фитопатогенных грибов (*Rhizoctonia solani*, *Leptosphaeria maculans*, *Phytophthora cinnamomi*, *Botrytis cinerea*, *Phytophthora ultimum*) зафиксирован для *T. harzianum* вследствие выделения значительного количества разнообразных биологически активных метаболитов, в число которых входят Т2 азафилон, харцианофидон, харцианолид [36]. Природные изоляты триходермы (*T. atroviride*, *T. harzianum*, *T. longibrachiatum*), выделенные из почв Саудовской Аравии, показали антифунгальную активность и существенное ингибирование мицелиального роста *Alternaria solani*, вызывающей болезни очень многих тропических культур как в оранжереях, так и в открытом грунте [37]. При этом триходермальная обработка растений была более эффективной, чем применение химических фунгицидов. Доказана эффективность применения *T. asperillum* против возбудителя мучнистой росы *Erysiphe alphitoides* дуба [38]. Сокращение уровня инфекции при этом наблюдалось не только в год использования триходермы, но и в трёх последующих годах после первичной обработки. Выявлен интересный факт, что использование *T. asperillum* увеличивает общее содержание воды в листьях дуба, вероятно вследствие того, что отсутствие патогенного агента снижает уровень водной транспирации.

Биологическая активность многих микробов (антагонистов и симбионтов), включая триходерму, во многом определяется химической природой вторичных метаболитов,

в первую очередь, экзометаболических [39]. Многие изоляты триходермы способны синтезировать метаболиты, обладающие биологической активностью по отношению и к растениям, и к другим микроорганизмам. Разнообразие таких соединений сильно варьирует в зависимости от вида и штамма триходермы [10]. Химический состав соединений определяется как генетически обусловленными факторами, так и факторами, связанными с условиями обитания или культивирования гриба. Известно более 390 нелетучих соединений из 20 известных видов триходермы, а также множество пока не идентифицированных [40, 41]. Спектр выделяемых метаболитов несколько отличается у разных видов триходермы [42]. Вероятно, один из наиболее детальных анализов 390 вторичных метаболитов триходермы, их химической природы и механизма действия выполнен в обзоре на примере 21 вида этого микромицета [40]. Эти соединения включают антибиотики пептаболы, терпены, кетоны, стероиды, амиды, лактоны, поликетоны, пептиды, пираноны, пиридин и циклопентеноны. Данные соединения обладают исключительной биологической активностью, включая цитотоксическую (например, к раковым клеткам), антиопухолевую, антифунгальную, антибактериальную, антивирусную, противовоспалительную, ростстимулирующую и ростингибирующую, нематоцидную активность. Особенно интересно, что триходермальные антибиотики не только обладают антифунгальной активностью, но и являются токсичными для некоторых типов раковых клеток [48].

Выявлены метаболиты, способные не только к антагонистической активности, но и обладающие свойством индуцировать ростовые и защитные реакции у растений [6, 43]. При колонизации корней триходермой возможно её дальнейшее проникновение через эпидермис в нижележащие кортикальные слои. Выделяемые при этом метаболиты триходермы способны изменять транскрипцию белков и протеом растений в сторону их устойчивости, стимуляции роста и улучшения минерального питания. Исследование отдельных протеомов в триаде растение-патоген-антагонист по отдельности, в двух- и трёхкомпонентных комбинациях показало выработку в протеоме растений специфических патогенобусловленных протеинов, которые образуются в ассоциации с триходермой и усиливают защитные свойства растений. Например, ассоциация *T. hamatum* с корнями какао обеспечивает не толь-

ко устойчивость растений против патогенов, но и засухоустойчивость в условиях тропиков [44].

Действие триходермы как гриба-антагониста не ограничивается только её фунгицидным и фунгистатическим действием. Триходермальные экзометаболические соединения способны вызывать деструкцию микотоксинов, тем самым снижая риск отравления людей и животных при потреблении пищи и кормов, загрязнённых микотоксинами [45].

У триходермы обнаружено много генов, отвечающих за антагонистическую активность. Последовательность этих генов обеспечивает суперспособности микромицета в биоконтроле фитопатогенов, а также намечаются перспективы создания трансгенных растений, способных самостоятельно осуществлять защиту против инфекций [7].

Установлено, что повышение антагонистической активности триходермы наблюдается у трансгенных линий, и главное, это не только подавляет фитопатогены, но и стимулирует иммунную систему растений. Трансгенные штаммы триходермы, по сравнению с дикими типами, обладают повышенной скоростью роста, более обильной споруляцией и эффективной стимуляцией иммунной системы растений, что было показано на примере *T. atroviride* при обработке растений фасоли против *Rhizoctonia solani* и *Phytophthora ultimum* [46]. Усиление антагонистической активности триходермы наблюдается при использовании дополнительных факторов. Так, одновременное использование соляризации почвы и её обработка *T. harzianum* усилили супрессивность почвы к *Botrytis cinerea* (возбудителю серой гнили) и *Sphaerotheca fuliginea* (возбудителю мучнистой росы), способствовали повышению урожайности таких разных культур, как клубника и фасоль [47].

Антагонистическая активность триходермы может сохраняться в течение многих лет, когда гриб находится в высушенном состоянии. Так, было показано, что *Trichoderma* sp., выделенная из ризосферной почвы лютика ядовитого (*Ranunculus sceleratus*), который сохранялся в гербарных образцах, собранных ещё в конце XIX века, активно подавляла развитие фитопатогенных грибов *Fusarium culmorum* и *F. oxysporum*, вследствие чего данный штамм триходермы в перспективе может служить ингибитором развития фузариозов [48–50].

Механизм ростстимулирующей активности. Метаболиты, выделяемые триходермой, обладают не только антагонистической актив-

ностью. Они способны оказывать влияние на метаболизм растений, вызывая такие изменения у растений, как повышение всхожести, активизацию роста вегетативных органов [51], повышение концентрации хлорофилла, общее ускорение развития растений [52]. Так, изучение экзометаболических *T. atroviride* показало, что среди них основным растворимым органическим соединением является 6-пентил-2Н-пиран-2-один (6PP) [51, 53]. Триходермальный метаболит 6PP стимулирует рост арабидопсиса (*Arabidopsis thaliana*) и на уровне корневой системы регулирует архитектуру этого органа, ингибируя рост главного корня и стимулируя развитие боковых корней. Этот результат показывает, что данный экзометаболический метаболит относится к ауксиноподобным веществам. Одновременно, высшее растение лучше переносит различные стрессовые воздействия, включая не только абиотические факторы, но и воздействие патогенов.

Ремедиационные возможности триходермы. В настоящее время многие сельскохозяйственные и городские почвы загрязнены поллютантами природного и антропогенного происхождения, что приводит к снижению плодородия почвы, накоплению вредных веществ в продуктах и кормах, возрастанию численности патогенных и условно патогенных микроорганизмов. Поэтому мероприятия по ремедиации химически и биологически загрязнённых почв являются одними из первоочередных экологических задач. В этом плане существенный интерес представляют организмы, которые в силу своих специфических возможностей способны снижать уровень загрязнения за счёт деградации поллютантов, адсорбируя их или разлагая до безвредных соединений. Исследования показали, что триходерму вполне можно отнести к организмам-ремедиаторам [54]. В частности, при изучении антагонистических возможностей *T. viride* параллельно установили, что данный вид способен использовать в качестве питательного субстрата различные бытовые, промышленные, растительные и иные отходы, осуществляя при этом их глубокую деградацию [55]. Установлено, что грибы рода *Trichoderma* становятся доминантами при пестицидном загрязнении почвы [56]. В частности, микромицет *T. viride*, выделенный из почв с территории полигона захоронений пестицидов, при культивировании в присутствии ТМТД и симазина отличался повышенной агрегированностью мицелия, причём, параллельно с ростом количества

мицелиальных конгломератов увеличивалась способность гриба к деградации данных пестицидов до 86,3% у симазина и до 98,7% у ТМТД с выявленной линейной зависимостью скорости деградации обоих пестицидов от их начальной концентрации. Для двух видов триходермы (*T. harzianum* и *T. asperelloides*) показана устойчивость к таким фунгицидам, как каптан и тиабендазол, а также к смеси каптан-карбоксин, при этом не ослабевала их антифузариозная активность [57].

Известны примеры сорбционной активности триходермы, например, в отношении тяжёлых металлов. Их связывание клетками гриба происходит за счёт образования сидерофоров. Одновременно доказана устойчивость триходермы к различным пестицидам и полиароматическим соединениям [54].

Отбор и селекцию штаммов триходермы производят и в соответствии с климатическими особенностями региона. Так, в северных регионах актуальной является задача ускоренной деградации основных полимеров растительных остатков и оздоровления почвы при низких температурах. С этой целью проводились исследования по отбору и селекции психрофильных штаммов *T. asperellum*, активных целлюлозолитиков, одновременно обладающих повышенной антагонистической активностью по отношению к фитопатогенам зерновых культур [58].

Определённую роль в жизни почвы играет способность триходермы к мобилизации элементов из нерастворимых минералов. Так, изучение поведения *T. harzianum* в почве показало, что исследуемый штамм обеспечивает растения доступным фосфором и микроэлементами за счёт растворяющей активности вследствие выделения органических кислот и продукции хелатообразующих соединений, извлекающих ионы марганца, железа и цинка, также редокс-активности, в результате которой выделяются метаболиты с необычайно высокой окислительно-восстановительной активностью [59].

Ассоциативные связи триходермы с азотфиксаторами. Триходерма, как и многие другие почвенные микроорганизмы, входит в число ассоциативных партнёров высших растений, включая сельскохозяйственные культуры. Стимулирующий эффект ассоциативных микроорганизмов обеспечивают различные механизмы: минерализационная активность, способствующая улучшению минерального питания растений; синтез биологически активных гормоноподобных веществ; синтез

сидерофоров, облегчающих поглощение ионов металлов; активизация генов устойчивости растений; прямой антибиоз против патогенов [60]. К таким отношениям вполне применима теория прайминга, которая предполагает запуск микробами-эндофитами и их метаболитами пролонгированной устойчивости растений к патогенам [6].

Неоднократно фиксировались случаи усиления антагонистической активности триходермы в ассоциациях с другими микроорганизмами. Например, при изучении совместного действия *T. harzianum* и *Bacillus amyloliquefaciens* против возбудителей болезней клубники в полевых условиях был установлен сильный положительный эффект бинарной смеси по сравнению с монокультурами [61].

Особой перспективой обладает совместное использование в системе земледелия консорциумов *Trichoderma* spp. и различных diaзотрофов. Последние представлены видами, осуществляющими биологическую фиксацию атмосферного азота (N_2), как в мутуализме с высшими растениями, так и самостоятельно [62]. Таким образом, интродукция азотфиксаторов позволяет снижать нормы внесения минерального азота в почву сельхозугодий, а в отдельных случаях – даже обходиться без внесения азотных удобрений [63]. Кроме того, во многих исследованиях сообщалось об антагонистической активности таких видов ризобактерий, как *Rhizobium trifolii*, *R. leguminosarum*, *R. japonicum* и *Bradyrhizobium japonicum*, *Azotobacter chroococcum*, *Azospirillum brasilense* против различных фитопатогенных грибов за счёт продукции соединений с антимикробной активностью [64–69]. Также имеются данные лабораторных опытов, демонстрирующие активность некоторых цианобактерий в отношении фитопатогенов. В частности, выявлено сильное противифузариозное действие тройной ассоциации цианобактерий *Fischerella muscicola* + *Nostoc paludosum* + *Nostoc muscorum*, что отразилось в меньших значениях показателей количества (в 3,7 раза) спор и длины мицелия (в 12,7 раза) фитопатогенного гриба по сравнению с контролем [70].

Такие биологические преимущества diaзотрофов в сочетании с агрономически ценными свойствами триходермы делают перспективным создание полифункциональных биопрепаратов на основе *Trichoderma* spp. и бактерий-азотфиксаторов.

Среди симбиотических азотфиксаторов особое место занимают бактерии р. *Rhizobium*,

формирующие тесные мутуалистические отношения с бобовыми растениями. В последнее время зарубежные исследователи уделяют повышенное внимание изучению эффективности совместной инокуляции семян бобовых ризобиями и *Trichoderma* spp. В исследованиях *in vitro* отмечается наличие как совместимых сочетаний, так и пар, в которых триходерма проявляет ингибирующее действие в отношении *Rhizobium* [71]. Наибольшее количество работ в этом направлении в период с 1991 по 2021 гг. было проведено на территории Бразилии, Индии и Египта, то есть в условиях субэкваториального и тропического климата. Среди тест-культур семейства бобовых, использованных в данных исследованиях, доминирующее положение занимает соя (*Glycine max* (L) Merr), на её долю приходится приблизительно 70% общего годового производства бобовых [63]. Кроме того, часто фигурируют исследования, в которых демонстрируется положительное влияние совместных обработок ризобиями и триходермой на урожайность и других бобовых культур, включая нут, арахис, фасоль, чечевицу [71–74].

Было обнаружено, что семена, обработанные *Rhizobium*, наряду с внесением в почву биогуруса, обогащённого *T. hamatum*, наиболее эффективны в снижении заболеваемости комплексом увядания (*F. oxysporum* и *S. rolfsii*) зелёного маша. Та же комбинация обработки была лучше в отношении параметров роста, т. е. количества семян и плодов, массы 1000 семян, числа листьев, длины побега и корня, содержания сухого вещества и хлорофилла в растениях [75].

В литературе описаны примеры использования микробных инокулянтов на основе консорциумов триходермы и цианобактериальных видов. В частности, группа индийских исследователей сообщила о положительном эффекте обработки семян хлопка сочетанием *Anabaena* sp. + *T. viride*. Так, при использовании данного консорциума была зарегистрирована самая большая сырая масса растений в опыте. Кроме того, перед полевыми опытами в лабораторных условиях оценивали интенсивность прорастания семян. Этот показатель варьировал в пределах от 50,8 до 85,5%, при этом самые высокие значения наблюдались в вариантах *Anabaena* sp. + *B. subtilis* и *Anabaena* sp. + *T. viride*. Кроме того, на хлопковых полях, заражённых *Rhizoctonia*, инокуляция биоплёнкой *Anabaena* – *T. viride* показала наилучшие результаты в плане биоконтроля, а погибших растений было на 11,1% меньше,

чем при использовании коммерческого препарата на основе триходермы [76].

Также исследовано совместное использование биоплёнок триходермы и фишереллы в условиях Евро-Северо-Востока РФ. Биомасса растений при инокуляции семян *Trichoderma* + *F. muscicola* составила 2,69 г, что в 1,6 раза превышает контрольные значения, а урожайность зерна (428,1 г/м²) оказалась на 17% выше контроля [77]. При использовании комбинированных биоплёнок также отмечалось снижение развития корневых гнилей – при инокуляции *Trichoderma* + *Fischerella* (на 11,1%) [78].

Азотобактер – ещё один представитель свободноживущих diaзотрофных бактерий, про использование которого в сочетании с триходермой известно из нескольких работ. В одной из работ описываются опыты в чашках Петри по исследованию совместимости *Azotobacter* sp. с *T. viride* и *T. reesi*, в которых показано наличие ингибирующего эффекта бактерии в отношении линейной скорости роста этих микромицетов [79]. В то же время, взаимодействие микробов в условиях почвы более многогранно и зависит от большего количества факторов. Вышеописанные результаты также не исключают наличие комбинаций азотобактера и триходермы, которые в определённых условиях способны проявить синергический эффект.

В полевых опытах показано, что совместная инокуляция *Azotobacter chroococcum* с *Trichoderma viride* привела к улучшению роста растений и доступности питательных веществ в почве у нута, пшеницы и хлопка [80].

Известно исследование, которое было сосредоточено на оценке влияния *A. chroococcum* и *T. viride* и их биоплёнки на индукцию активности естественных защитных ферментов растений в проростках хлопка и пшеницы в условиях фитотрона. Применение микробных препаратов в виде биоплёнки оказалось более эффективным с точки зрения усиления активности ферментативной системы растений в проростках пшеницы и хлопка по сравнению с контрольной обработкой [81].

Был проведён эксперимент по культивированию кунжута в горшках с целью исследования совместимости антагонистов (*Trichoderma viride*, *T. virens* и сенной палочки) с *Azospirillum* в ризосфере. В варианте с комбинированным применением всех трёх антагонистов было меньше поражение растений корневыми гнилями (на 13,3%), а также значительное увеличение длины побегов и корней по сравнению с инокуляцией антагонистами по отдельности [82].

Проведены эксперименты по оценке влияния одиночной и совместной инокуляции *Azospirillum brasilense* с ростстимулирующими свойствами и обладающего фосфатсолобилизирующей активностью *T. harzianum* на фасоль и пшеницу. Растения в опыте выращивались в горшечных и полевых условиях. Результаты показали, что коинокуляция в сочетании с внесением фосфоритов продемонстрировала наибольший стимулирующий эффект на продуктивность обеих культур [83].

Также группа авторов отмечает влияние инокуляции на поглощение микроэлементов растениями в проводимых опытах. Так, двойная инокуляция привела к значительно более высоким концентрациям микроэлементов, чем инокуляция только *Trichoderma*, в 45-дневных растениях. В отличие от фасоли, у пшеницы эффект от микробной инокуляции был меньше. Однако коинокуляция азоспириллумом и триходермой значительно увеличивала содержание Zn (на 45%), накопление Zn возросло по сравнению с неинокулированным контролем на 40% [84]. Таким образом, результаты работы подтверждают, что инокуляция микроорганизмами, способствующими росту растений, является многообещающей стратегией борьбы с дефицитом микроэлементов.

Ранее была показана эффективность совместной обработки семян лядвенца рогатого ассоциативной смесью *Rhizobium loti* и *F. muscicola* [85, 86]. Дополнительное внесение в эту ассоциацию штамма триходермы положительно повлияло на рост и продуктивность растений клевера. Так, в сравнении с контролем, такой инокулянт при предпосевной обработке семян показал наибольшую прибавку по таким показателям, как всхожесть (+33,8%), объём корневой системы (+120%), количество окрашенных клубеньков (+150%), высота растений (+161%), количество листьев (+200%), количество побегов (+336%), площадь листьев (+285%) [87].

Заключение

Анализ литературных данных показывает, что грибы р. *Trichoderma* являются одним из наиболее перспективных объектов агробιοтехнологии. Их уникальные свойства, используемые в сельскохозяйственной практике, обусловлены особенностями метаболизма этих грибов, спецификой выделяемых вторичных метаболитов, а также способностями вступать в симбиотические и антагонисти-

ческие отношения с другими организмами, как микробами, так и высшими растениями. Первоначально при создании биопрепаратов триходерму использовали в качестве антагониста фитопатогенов вследствие выделения различных антибиотиков. Помимо антибиоза, защитные свойства триходермы по отношению к высшим растениям проявляются в способности к микопаразитизму на фитопатогенах за счёт хемотрофной и хитиназной активности. Инвентаризация экзометаболических соединений триходермы показывает, что значительная часть продуцируемых ею соединений обладает положительным воздействием на высшие растения, включая ростстимулирующую и иммуномодулирующую активность, способность к разрушению микотоксинов, активизации процессов водообмена и фотосинтеза.

Особый интерес в последние годы представляет совместное использование триходермы со свободноживущими и симбиотическими азотфиксаторами. Результаты исследований использования таких консорциумов свидетельствуют о перспективности их применения не только в экваториальных и субэкваториальных широтах, но и в условиях умеренной климатической зоны.

Но следует учитывать, что эффективность микробных комбинаций в различных агроэкосистемах может варьировать. Это может быть обусловлено следующими факторами: (1) различиями в выживаемости и эффективности колонизации инокулированных микробных культур в почвах; (2) сильной конкуренцией со стороны аборигенной микробиоты полевых почв, что, возможно, приводит к исключению инокулированных культур из ризосферы; (3) дифференциальным ризосферным эффектом культуры, в которых содержится целевой штамм микроорганизмов; (4) модуляцией способности к растворению фосфатов специфическими корневыми выделениями; (5) наличием недостаточного количества питательных веществ в ризосфере для производства достаточного количества органических кислот; (6) вариабельностью устойчивости фосфатмобилизующей активности и (7) генетической нестабильностью среди инокулированных штаммов [88].

Работа выполнена в рамках государственного задания ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН по теме «Структура и состояние компонентов техногенных экосистем подзоны южной тайги», номер государственной регистрации в ЕГИСУ № 122040100032-5.

References

- Mendoza-Mendoza A., Clouston A., Li J.H., Nieto-Jacobo M.F., Cummings N., Steyaert J., Hill R. Isolation and mass production of *Trichoderma* // *Methods Mol Biol.* 2016. V. 1477. P. 13–20. doi: 10.1007/978-1-4939-6367-6_2
- Litvinov M.A. Key to microscopic soil fungi. Leningrad: Nauka, Leningradskoe otdelenie, 1967. 303 p. (in Russian).
- Rifai M.A. A revision of genus *Trichoderma* // *Mycological Papers.* 1969. V. 116. P. 1–56.
- Bissett J. A revision of the genus *Trichoderma*. IV. Additional notes on section *Longibrachiatum* // *Canadian Journal of Botany.* 1991. V. 69. No. 11. P. 2418–2420. doi: 10.1139/b91-299
- Guo Q., Shi L., Wang X., Li D., Yin Z., Zhang J., Ding G., Chen L. Structures and biological activities of secondary metabolites from the *Trichoderma* genus (covering 2018–2022) // *J. Agric. Food Chem.* 2023. V. 71. No. 37. P. 13612–13632. doi: 10.1021/acs.jafc.3c04540
- Harman G.E. Overview of mechanisms and uses of *Trichoderma* spp. // *Phytopathology.* 2006. V. 96. No. 2. P. 190–194. doi: 10.1094/PHYTO-96-0190
- Srivastava M., Pandey S., Shahid M., Kumar V., Singh A., Trivedi S., Srivastava Y.K. *Trichoderma*: A magical weapon against soil borne pathogens // *African Journal of Agricultural Research.* 2015. V. 10. No. 50. P. 4591–4598. doi: 10.5897/AJAR2015.10192
- de Oliveira R., Chagas L., Martins A., Souza M., Gomes L., Junior A. *Trichoderma* in the phytopathogenic biocontrol // *Bulgarian Journal of Agricultural Science.* 2022. V. 28. No. 4. P. 717–724.
- Benítez T., Rincón A.M., Limón M.C., Codón A.C. Biocontrol mechanisms of *Trichoderma* strains // *Int Microbiol.* 2004. V. 7. No. 4. P. 249–260. doi: 10.2436/IM.V7I4.9480
- Bhardwaj N.R., Kumar J. Characterization of volatile secondary metabolites from *Trichoderma asperellum* // *Journal of Applied and Natural Science.* 2017. V. 9. No. 2. P. 954–959. doi: 10.31018/jans.v9i2.1303
- Bailey B.A., Lumsden R.D. Direct effects of *Trichoderma* and *Gliocladium* on plant growth and resistance to pathogens // *Trichoderma and Gliocladium*. V. 2: Enzymes, Biological Control and commercial applications / Eds. G.E. Harman, C.P. Kubicek. London: CRC Press, 1998. P. 185–204. doi: 10.1201/9781482267945
- Sinsabaugh R.L., Shah J.J.F., Findlay S.G., Kuehn K.A., Moorhead D.L. Scaling microbial biomass, metabolism and resource supply // *Biogeochemistry.* 2015. V. 122. P. 175–190. doi: 10.1007/s10533-014-0058-z
- Mirchink T.G. Soil mycology. Moskva: MGU, 1988. 220 p. (in Russian).
- Ogarkov B.N., Ogarkova G.R., Samusenok L.V. Mushrooms – protectors, healers and destroyers. Irkutsk: GU NTs RVKh VSNTs SO RAMN, 2008. 248 p. (in Russian).

15. Hassanein N.M. Biopotential of some *Trichoderma* spp. against cotton root rot pathogens and profiles of some of their metabolites // African Journal of Microbiology Research. 2012. V. 6. No. 23. P. 4878–4890. doi: 10.5897/AJMR11.1088
16. Fenta L., Mekonnen H., Gashaw T. Biocontrol potential of trichoderma and yeast against post harvest fruit fungal diseases: a review // World News Nat Sci. 2019. V. 27. P. 153–173.
17. Vinale F., Nigro M., Sivasithamparam K., Flematti G., Ghisalberti E.L., Ruocco M., Varlese R., Marra R., Lanzuise S., Eid A., Woo S.L., Lorito M. Harzianic acid: a novel siderophore from *Trichoderma harzianum* // FEMS Microbiol Lett. 2013. V. 347. No. 2. P. 123–129. doi: 10.1111/1574-6968.12231
18. Schuster A., Schmoll M. Biology and biotechnology of *Trichoderma* // Appl Microbiol Biotechnol. 2010. V. 87. No. 3. P. 787–799. doi: 10.1007/s00253-010-2632-1
19. Alfiky A., Weisskopf L. Deciphering *Trichoderma*–plant–pathogen interactions for better development of biocontrol applications // J Fungi. 2021. V. 7. No. 1. Article No. 61. doi:10.3390/jof7010061
20. Boughalleb-M'Hamdi N., Salem I.B., M'Hamdi M. Evaluation of the efficiency of *Trichoderma*, *Penicillium*, and *Aspergillus* species as biological control agents against four soil-borne fungi of melon and watermelon // Egypt J Biol Pest Control. 2018. V. 28. Article No. 25. doi: 10.1186/s41938-017-0010-3
21. Kulling C.M., Marh R.L., Lorito M., Kubicek C.P. Enzyme diffusion from *Trichoderma atroviride* (= *T. harzianum* P1) to *Rhizoctonia solani* is a prerequisite for triggering of *Trichoderma ech42* gene expression before mycoparasitic contact // Appl. Environ. Microbiol. 2000. V. 66. No. 5. P. 2232–2234. doi: 10.1128/AEM.66.5.2232-2234.2000
22. Yao X., Guo H., Zhang K., Zhao M., Ruan J., Chen J. *Trichoderma* and its role in biological control of plant fungal and nematode disease // Front Microbiol. 2023. V. 14. Article No. 1160551. doi: 10.3389/fmicb.2023.1160551
23. Atanasova L., Le Crom S., Gruber S., Couplier F., Seidl-Seiboth V., Kubicek C.P., Druzhinina I.S. Comparative transcriptomics reveals different strategies of *Trichoderma* mycoparasitism // BMC Genomics. 2013. V. 14. Article No. 121. doi: 10.1186/1474-2164-14-121
24. Battaglia D., Bossi S., Cascone P., Digilio M.C., Prieto J.D., Fanti P., Guerrieri E., Iodice L., Lingua G., Lorito M., Maffei M.E., Massa N., Ruocco M., Sasso R., Trotta V. Tomato below ground – above ground interactions: *Trichoderma longibrachiatum* affects the performance of *Macrosiphum euphorbiae* and its natural antagonists // Mol Plant Microbe Interact. 2013. V. 26. No. 10. P. 1249–1256. doi: 10.1094/MPMI-02-13-0059-R
25. Goswami J., Pandey R.K., Tewari J.P., Goswami B.K. Management of root knot nematode on tomato through application of fungal antagonists, *Acremonium strictum* and *Trichoderma harzianum* // J Environ Sci Health B. 2008. V. 43. No. 3. P. 237–240. doi: 10.1080/03601230701771164
26. Kolombet L.V. The triad of relationships: fungi of the genus *Trichoderma* – higher plants – phytopathogens // Agrochemistry. 2018. No. 11. P. 87–94 (in Russian). doi: 10.1134/S0002188118070062
27. Morán-Diez E., Hermosa R., Ambrosino P., Cardoza R.E., Gutiérrez S., Lorito M., Monte E. The ThPG1 endopolygalacturonase is required for the trichoderma harzianum-plant beneficial interaction // Mol Plant Microbe Interact. 2009. V. 22. No. 8. P. 1021–1031. doi: 10.1094/MPMI-22-8-1021
28. Sobowale A.A., Uzoma L.C., Aduramigba-Modupe A.O., Bamkefa B.A. Fungitoxicity of *Trichoderma longibrachiatum* (Rifai) metabolites against *Fusarium oxysporum*, *Aspergillus niger* and *Aspergillus tamari* // American Journal of Plant Sciences. 2022. V. 13. No. 7. P. 984–993. doi: 10.4236/ajps.2022.137065
29. Mukherjee P.K., Horwitz B.A., Herrera-Estrella A., Schmoll M., Kenerley C.M. *Trichoderma* research in the genome era // Annu Rev Phytopathol. 2013. V. 51. P. 105–129. doi: 10.1146/annurev-phyto-082712-102353
30. Reino J.L., Guerrero R.F., Hernández-Galán R., Collado I.G. Secondary metabolites from species of the biocontrol agent *Trichoderma* // Phytochem Rev. 2008. V. 7. P. 89–123. doi: 10.1007/s11101-006-9032-2
31. Keswani C., Mishra S., Sarma B.K., Singh S.P., Singh H.B. Unraveling the efficient applications of secondary metabolites of various *Trichoderma* spp. // Appl Microbiol Biotechnol. 2014. V. 98. No. 2. P. 533–544. doi: 10.1007/s00253-013-5344-5
32. Khan R.A.A., Najeeb S., Hussain S., Xie B., Li Y. Bioactive secondary metabolites from *Trichoderma* spp. against phytopathogenic fungi // Microorganisms. 2020. V. 8. No. 6. Article No. 817. doi: 10.3390/microorganisms8060817
33. Pan S., Bhagat S. Characterization of antagonistic potential of *Trichoderma* spp. against some soil borne plant pathogens // Journal of Biological Control. 2008. V. 22. No. 1. P. 43–49. doi: 10.18311/jbc/2008/3796
34. Debnath S., Chakraborty G., Dutta S.S., Chaudhuri S.R., Das P., Saha A.K. Potential of *Trichoderma* species as biofertilizer and biological control on *Oryza sativa* L. cultivation // Biotec Veg. 2020. V. 20. No. 1. P. 1–16.
35. Kalaiselvi S., Panneerselvam A. *In vitro* assessment of antagonistic activity of *Trichoderma* sp. against *Sarocladium oryzae* causing sheath rot disease in paddy // International Journal of Applied Biology and Pharmaceutical Technology. 2011. V. 2. No. 1. P. 179–183.
36. Vinale F., Ghisalberti E.L., Sivasithamparam K., Marra R., Ritieni A., Ferracane R., Woo S., Lorito M. Factors affecting the production of *Trichoderma harzianum* secondary metabolites during the interaction with different plant pathogens // Lett. Appl. Microbiol. 2009. V. 48. No. 6. P. 705–711. doi: 10.1111/j.1472-765X.2009.02599.x
37. Imran M., Abo-Elyousof K.A.M., Mousa M.A., Saad M.M. Screening and biocontrol evaluation of indigenous native *Trichoderma* spp. against early blight disease and their field assessment to alleviate natural infection // Egypt J

Biol Pest Control. 2022. V. 32. Article No. 40. doi: 10.1186/s41938-022-00544-4

38. Oszako T., Voitka D., Stocki M., Stocka N., Nowakowska J.A., Linkiewicz A., Hsiang T., Belbahri L., Berezovska D., Malewski T. *Trichoderma asperellum* efficiently protects *Quercus robur* leaves against *Erysiphe alphitoides* // Eur J Plant Pathol. 2021. V. 159. P. 295–308. doi: 10.1007/s10658-020-02162-y

39. Jeleń H., Błaszczuk L., Chełkowski J., Rogowicz K., Strakowska J. Formation of 6-n-pentyl-2H-pyran-2-one (6-PAP) and other volatiles by different *Trichoderma* species // Mycol Progress. 2014. V. 13. P. 589–600. doi: 10.1007/s11557-013-0942-2

40. Li M.F., Li G.H., Zhang K.Q. Non-volatile metabolites from *Trichoderma* spp. // Metabolites. 2019. V. 9. No. 3. Article No. 58. doi: 10.3390/metabo9030058.

41. Rivera-Chávez J., Raja H.A., Graf T.N., Gallagher J.M., Metri P., Xue D., Pearce C.J., Oberlies N.H. Prealatheticin F50 and related peptaibols from *Trichoderma arundinaceum*: validation of their authenticity via *in situ* chemical analysis // RSC Adv. 2017. V. 7. No. 72. P. 45733–45751. doi: 10.1039/c7ra09602j

42. Petrior C., Paica A., Constantinescu F. Effect of secondary metabolites produced by different *Trichoderma* spp. isolates against *Fusarium oxysporum* F.sp. *radicis-lycopersici* and *Fusarium solani* // Scientific Papers. Series B, Horticulture. 2017. V. 61. P. 407–411.

43. Marra R., Ambrosino P., Carbone V., Vinale F., Woo S.L., Ruocco M., Ciliento R., Lanzuise S., Ferraioli S., Soriente I., Gigante S., Turrà D., Fogliano V., Scala F., Lorito M. Study of the three-way interaction between *Trichoderma atroviride*, plant and fungal pathogens by using a proteomic approach // Curr Genet. 2006. V. 50. No. 5. P. 307–321. doi: 10.1007/s00294-006-0091-0

44. Bae H., Sicher R.C., Kim M.S., Kim S.H., Strem M.D., Melnick R.L., Bailey B.A. The beneficial endophyte *Trichoderma hamatum* isolate DIS 219b promotes growth and delays the onset of the drought response in *Theobroma cacao* // J Exp Bot. 2009. V. 60. No. 11. P. 3279–3295. doi: 10.1093/jxb/erp165

45. Rashad Y.M., Abdel-Azeem A.M. Recent progress on *Trichoderma* secondary metabolites // Fungal Biotechnology and Bioengineering. Fungal Biology / Eds. A.L. Hesham, R. Upadhyay, G. Sharma, C. Manoharachary, V. Gupta. Springer, 2020. P. 281–303. doi: 10.1007/978-3-030-41870-0_12

46. Brunner K., Zeilinger S., Ciliento R., Woo S.L., Lorito M., Kubicek C.P., Mach R.L. Improvement of the fungal biocontrol agent *Trichoderma atroviride* to enhance both antagonism and induction of plant systemic disease resistance // Appl Environ Microbiol. 2005. V. 71. No. 7. P. 3959–3965. doi: 10.1128/AEM.71.7.3959-3965.2005

47. Levy N.O., Elad Y., Katan J. Integration of *Trichoderma* and soil solarization for disease management // Management of plant diseases arthropod pests by BCAs. IOBC/wprs Bulletin. 2004. V. 27. No. 8. P. 65–70.

48. Domracheva L.I., Kovina A.L., Malinina A.I., Lyukina A.L. Antimicrobial activity of the micromycete *Trichoderma* sp., isolated from the rhizospheric soil of the poisonous ranunculus (*Ranunculus sceleratus*) // Ecology of the native land: problems and ways to solve them: Materialy XIV Vserossiyskoy nauchno-prakticheskoy konferentsii s mezhdunarodnym uchastiyem. Kirov: Vyatka State University, 2019. P. 217–219 (in Russian).

49. Domracheva L.I., Kovina A.L. Testing the antagonistic activity of micromycetes of ancient herbarium specimens // Microorganisms and soil fertility: Materialy I Vserossiyskoy nauchno-prakticheskoy konferentsii s mezhdunarodnym uchastiyem, posvyashchennoy 90-letiyu so dnya rozhdeniya professora E. M. Pankratovoy. Kirov: Vyatka State Agrotechnological University, 2022. P. 31–33 (in Russian).

50. Domracheva L.I., Kovina A.L., Korotkikh A.I., Skugoreva S.G., Ashikhmina T.Ya. Herbariums as custodians of biodiversity and their use (review) // Theoretical and Applied Ecology. 2023. No. 3. P. 6–20 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2023-3-006-020

51. Garnica-Vergara A., Barrera-Ortiz S., Muñoz-Parra E., Raya-González J., Méndez-Bravo A., Macías-Rodríguez L., Ruiz-Herrera L.F., López-Bucio J. The volatile 6-pentyl-2H-pyran-2-one from *Trichoderma atroviride* regulates *Arabidopsis thaliana* root morphogenesis via auxin signaling and ETHYLENE INSENSITIVE2 functioning // New Phytol. 2016. V. 209. No. 4. P. 1496–512. doi: 10.1111/nph.13725

52. Lee S., Yap M., Behringer G., Hung R., Bennett J.W. Volatile organic compounds emitted by *Trichoderma* species mediate plant growth // Fungal Biol Biotechnol. 2016. V. 3. Article No. 7. doi: 10.1186/s40694-016-0025-7

53. Kottb M., Gigolashvili T., Gro kinsky D.K., Piechulla B. *Trichoderma* volatiles effecting *Arabidopsis*: from inhibition to protection against phytopathogenic fungi // Front Microbiol. 2015. V. 6. Article No. 995. doi: 10.3389/fmicb.2015.00995

54. Tripathi P., Singh P.C., Mishra A., Chauhan P.S., Dwivedi S., Bais R.T., Tripathi R.D. *Trichoderma*: a potential bioremediator for environmental clean up // Clean Techn Environ Policy. 2013. V. 15. P. 541–550. doi: 10.1007/s10098-012-0553-7

55. Khandelwal M., Datta S., Mehta J., Naruka R., Makhijani K., Sharma G., Kumar R., Chandra S. Isolation, characterization & biomass production of *Trichoderma viride* using various agro products – a biocontrol agent // Advances in Applied Science Research. 2012. V. 3. No. 6. P. 3950–3955.

56. Kolupaev A.V., Shirokikh A.A., Shirokikh I.G. Biodegradation of TMTD and simazine by microbial associations in laboratory conditions // Immunology, allergology, infectology. 2010. No. 1. P. 64–65 (in Russian).

57. Chaparro A.P., Carvajal L.H., Orduz S. Fungicide tolerance of *Trichoderma asperelloides* and *T. harzianum* strains // Agricultural Sciences. 2011. V. 2. No. 3. P. 301–307. doi: 10.4236/as.2011.23040

58. Novikova I.I., Titova J.A., Boykova I.V., Krasno-baeva I.L. Controlled breeding of the psychrophilic strain G-034 VIZR of *Trichoderma asperellum* for fast crop residues' polymers utilization and soil enhancement // Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2019. V. 23. No. 3. P. 328–336. doi: 10.18699/VJ19.497
59. Altomare C., Norvell W.A., Björkman T., Harman G.E. Solubilization of phosphates and micronutrients by the plant-growth-promoting and biocontrol fungus *Trichoderma harzianum* Rifai 1295-22 // Appl Environ Microbiol. 1999. V. 65. No. 7. P. 2926–2933. doi: 10.1128/AEM.65.7.2926-2933.1999
60. Associative microorganisms of plants: isolation of strains and their study: a collective monograph / Eds. T.N. Melnichuk, A.I. Yakubovskaya, I.A. Kameneva, S.V. Didovich, V.S. Pashtetskiy. Simferopol: Arial, 2021. 180 p. (in Russian). doi: 10.33952/2542-0720-2022-978-5-907506-71-8
61. Es-Soufi R., Tahiri H., Azaroual L., El Oualkadi A., Martin P., Badoc A., Lamarti A. Biocontrol potential of *Bacillus amyloliquefaciens* Bc2 and *Trichoderma harzianum* TR against strawberry anthracnose under laboratory and field conditions // Agricultural Sciences. 2020. V. 11. P. 260–277. doi: 10.4236/as.2020.113017
62. Zavalin A.A., Blagoveshchenskaya G.G. Contribution of leguminous biological nitrogen to the nitrogen budget of Russian agriculture // Agrochemistry. 2012. No. 6. P. 32–37 (in Russian).
63. Barbosa J.Z., Hungria M., Prior S.A., Moura M.C., Poggere G., Motta A.C.V. Improving yield and health of legume crops via co-inoculation with rhizobia and *Trichoderma*: a global meta-analysis // Appl. Soil Ecol. 2022. V. 176. Article No. 104493. doi: 10.1016/j.apsoil.2022.104493
64. Joseph M.V., Desai J.D., Desai A.J. Production of antimicrobial and bacteriocin-like substances by *Rhizobium trifolii* // Appl Environ Microbiol. 1983. V. 45. No. 2. P. 532–535. doi: 10.1128/aem.45.2.532-535.1983
65. Rodelas B., González-López J., Salmerón V., Martínez-Toledo M.V., Pozo C. Symbiotic effectiveness and bacteriocin production by *Rhizobium leguminosarum* bv. *viceae* isolated from agricultural soils in Spain // Appl. Soil Ecol. 1998. V. 8. No. 1. P. 51–60.
66. Nandi R.G., Bara J.K., Shrivastava P. Antimicrobial activity of *Rhizobium japonicum* and *Bradyrhizobium japonicum* on different plant pathogenic fungal strains // Biosci. Biotech. Res. Comm. 2019. V. 12. No. 2. P. 435–439. doi: 10.21786/bbrc/12.2/28
67. Mohamed A., Hagaggi N. Biological control of root rot disease and growth promotion in fenugreek (*Trigonella foenum-graecum* L.) mediated by microbial antagonism // Egypt. J. Bot. 2020. V. 61. P. 241–253. doi: 10.21608/EJBO.2020.40834.1546
68. Chauhan S., Wadhwa K., Vasudeva M., Narula N. Potential of *Azotobacter* spp. as biocontrol agents against *Rhizoctonia solani* and *Fusarium oxysporum* in cotton (*Gossypium hirsutum*), guar (*Cyamopsis tetragonoloba*) and tomato (*Lycopersicon esculentum*) // Arch. Agron. Soil Sci. 2012. V. 58. No. 12. P. 1365–1385. doi: 10.1080/03650340.2011.590134
69. Tortora M.L., Díaz-Ricci J.C., Pedraza R.O. *Azo-spirillum brasilense* siderophores with antifungal activity against *Colletotrichum acutatum* // Arch Microbiol. 2011. V. 193. No. 4. P. 275–286. doi: 10.1007/s00203-010-0672-7
70. Fokina A.I., Skugoreva S.G., Domracheva L.I., Kovina A.L. Antagonistic and sorption activity of mono-, binary, and three-species biofilms of soil cyanobacteria // Theoretical and Applied Ecology. 2020. No. 3. P. 119–125 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2020-3-119-125
71. Das T., Mahapatra S., Das S. *In vitro* compatibility study between the *Rhizobium* and native *Trichoderma* isolates from lentil rhizospheric soil // Int. J. Curr. Microbiol. App. Sci. 2017. V. 6. No. 8. P. 1757–1769. doi: 10.20546/ijcmas.2017.608.208
72. Mweetwa A.M., Chilombo G., Gondwe B.M. Nodulation, nutrient uptake and yield of common bean inoculated with *Rhizobia* and *Trichoderma* in an acid soil // J. Agric. Sci. 2016. V. 8. No. 12. P. 61–71. doi: 10.5539/jas.v8n12p61
73. Neelipally R.T.K.R., Anoruo A.O., Nelson S. Effect of co-inoculation of *Bradyrhizobium* and *Trichoderma* on growth, development, and yield of *Arachis hypogaea* L. (peanut) // Agronomy. 2020. V. 10. No. 9. Article No. 1415. doi: 10.3390/agronomy10091415
74. Shaban W.I., El-Bramawy M.A. Impact of dual inoculation with *Rhizobium* and *Trichoderma* on damping off, root rot diseases and plant growth parameters of some legumes field crop under greenhouse conditions // Int. Res. J. Agric. Sci. Soil Sci. 2011. V. 1. No. 3. P. 98–108.
75. Das A., Mahapatra S.S. Field efficacy of *Trichoderma hamatum* and *Rhizobium* against wilt complex of green gram // The Pharma Innovation Journal. 2023. V. 12. No. 10. P. 783–786.
76. Prasanna R., Babu S., Bidiarani N., Kumar A., Triveni S., Monga D., Mukherjee A.K., Kranthi S., Gokte-Narkhedkar N., Adak A., Yadav K., Nain L., Saxena A.K. Prospecting cyanobacteria-fortified composts as plant growth promoting and biocontrol agents in cotton // Exp. Agric. 2015. V. 51. No. 1. P. 42–65. doi: 10.1017/S0014479714000143
77. Sheshegova T.K., Shchekleina L.M., Starikov P.A., Volkova L.V. Productivity of spring wheat against the background of microbial inoculation of seeds // Ecology of the native land: problems and ways to solve them: Materialy XVIII Vserossiyskoy nauchno-prakticheskoy konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem. Kirov: Vyatskiy gosudarstvennyy universitet, 2023. P. 162–168 (in Russian).
78. Starikov P.A., Sheshegova T.K., Shchekleina L.M., Domracheva L.I., Trefilova L.V. The influence of microbial inoculation of seeds on the development of fungal diseases of spring wheat // Biodiagnostics of the state of natural and natural-technogenic systems: Materialy XX Vserossiyskoy nauchno-prakticheskoy konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem. Kirov: Vyatskiy gosudarstvennyy universitet, 2022. P. 189–194 (in Russian).

79. Eyini M., Parani K., Pothiraj C., Rajapandy V. Effect of 'Azotobacter' bioinoculant on the growth and substrate utilization potential of *Pleurotus eous* seed spawn // Mycobiology. 2005. V. 33. No. 1. P. 19–22. doi: 10.4489/MYCO.2005.33.1.019
80. Velmourougane K., Prasanna R., Chawla G., Nain L., Kumar A., Saxena A.K. *Trichoderma*–*Azotobacter* biofilm inoculation improves soil nutrient availability and plant growth in wheat and cotton // J Basic Microbiol. 2019. V. 59. No. 6. P. 632–644. doi: 10.1002/jobm.201900009
81. Velmourougane K., Prasanna R. *Trichoderma*–*Azotobacter* biofilm-based formulation enhance natural plant defense enzyme activities in wheat and cotton seedlings // Natl. Acad. Sci. Lett. 2024. V. 47. P. 61–64. doi: 10.1007/s40009-023-01324-w
82. Sankar P., Jeyarajan R. Compatibility of antagonists with *Azospirillum* in sesamum // Indian Phytopathology. 1996. V. 49. No. 1. P. 67–71.
83. Ögüt M., Akda C., Düzdemir O., Sakin M.A. Single and double inoculation with *Azospirillum*/*Trichoderma*: the effects on dry bean and wheat // Biol Fertil Soils. 2005. V. 41. No. 4. P. 262–272. doi: 10.1007/s00374-004-0818-3
84. Ögüt M., Er F. Micronutrient composition of field-grown dry bean and wheat inoculated with *Azospirillum* and *Trichoderma* // J. Plant Nutr. Soil Sci. 2006. V. 169. No. 5. P. 699–703. doi: 10.1002/jpln.200520597
85. Domracheva L.I., Kozylbaeva D.V., Kovina A.L., Trefilova L.V., Zykova Yu.N., Gripas M.N., Izotova V.A. Optimization of the microbiological composition of the biological product for cultivation of *Lotus corniculatus* // Theoretical and Applied Ecology. 2019. No. 1. P. 94–101 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2019-1-094-101
86. Domracheva L.I., Trefilova L.V., Kovina A.L., Gornostaeva E.A., Malygina O.N., Novokshonova N.V. Influence of birds-foot trefoil (*Lotus corniculatus* L.) pre-sowing seed treatment ways on germination and nodulation intensity // Theoretical and Applied Ecology. 2014. No. 3. P. 67–72 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2014-3-067-072
87. Stepanov P.D., Zykova Yu.N., Domracheva L.I., Starikov P.A., Kovina A.L., Trefilova L.V. The effectiveness of pre-sowing inoculation of seeds during the cultivation of *Trifolium pannonicum* // Biodiagnostics of the state of natural and natural-technogenic systems: Materialy XX Vserossiyskoynauchno-prakticheskoy konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem. Kirov: Vyatskiy gosudarstvennyy universitet, 2022. P. 185–188 (in Russian).
88. Zaidi A., Khan M., Wani P., Ahemad M., Oves M., Wani P.A. Recent advances in plant growth promotion by phosphate-solubilizing microbes // Microbial Strategies for Crop Improvement / Eds. M. Khan, A. Zaidi, J. Musarrat. Berlin; Heidelberg: Springer, 2009. P. 23–50. doi: 10.1007/978-3-642-01979-1_2