

ВЯТСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ АГРОТЕХНОЛОГИЧЕСКИЙ
УНИВЕРСИТЕТ
ИНСТИТУТ ИНЖЕНЕРИИ И АГРОБИОТЕХНОЛОГИИ

На правах рукописи

Стариков Павел Андреевич

**Комплексы микромицетов рода *Trichoderma* с бактериями-дiazотрофами
и их агrobiотехнологический потенциал**

1.5.11. Микробиология

4.1.3. Агрохимия, агропочвоведение,
защита и карантин растений

Диссертация

на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук, профессор
Домрачева Людмила Ивановна

Киров – 2026

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	5
Глава 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	12
1.1. Номенклатура, экология и морфология микромицетов рода <i>Trichoderma</i> ...	12
1.2. Использование грибов <i>Trichoderma</i> в агробιοтехнологии	13
1.2.1. Роль <i>Trichoderma</i> spp. в защите окружающей среды	13
1.2.2. Использование грибов <i>Trichoderma</i> в земледелии	15
1.2.3. Триходерма в защите строительной древесины	17
1.3. Антимикробные свойства <i>Trichoderma</i> spp.	18
1.3.1. Гиперпаразитизм	20
1.3.2. Изолированные ферменты триходермы как агенты биоконтроля	22
1.3.3. Конкурентные взаимоотношения как механизм биоконтроля	23
1.3.4. Антибиоз	24
1.3.5. Элиситоры и индуцированная устойчивость растений	24
1.4. Использование <i>Trichoderma</i> spp. для увеличения урожайности и улучшения фитосанитарного состояния посевов	25
1.5. Отбор и селекция штаммов для использования в агробιοтехнологии	29
1.6. Комплексы <i>Trichoderma</i> spp. с другими микроорганизмами, в том числе с азотфиксаторами	30
Заключение по обзору литературы	38
Глава 2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ	40
2.1. Штаммы микроорганизмов, их выделение и среды культивирования	40
2.2. Растения как объекты исследования	43
2.3. Определение антагонистической активности грибов рода <i>Trichoderma</i>	44
2.4. Определение биосовместимости штаммов <i>T. atroviride</i> и diaзотрофов	46
2.5. Оценка фитостимулирующих свойств микробных инокулянтов (лабораторные опыты)	47
2.6. Оценка ауксинпродуцирующей способности <i>T. atroviride</i>	48
2.7. Определение ферментативной активности монокультуры <i>T. atroviride</i> и его комплекса с <i>A. chroococcum</i>	48

2.8. Сравнительная оценка питательных сред для культивирования микромицетов рода <i>Trichoderma</i>	50
2.8.1. Оценка пригодности сред для культивирования грибов	50
2.8.2. Оптимизация условий культивирования штамма-антагониста фитопатогенов <i>Trichoderma atroviride</i>	51
2.9. Изучение биоконтрольных свойств комплексов <i>Trichoderma atroviride</i> и diaзотрофов (лабораторные опыты)	52
2.10. Исследование влияния инокуляции семян пшеницы на биологическую активность ризосферной почвы и биохимические показатели растений	54
2.11. Определение полевой эффективности <i>T. atroviride</i> , <i>F. muscicola</i> и их комплекса	55
2.12. Изучение специфики аборигенных микробных комплексов под посевами пшеницы	57
2.12.1. Характеристика и описание фототрофных наземных микробных комплексов	57
2.12.2. Исследование влияния предпосевной инокуляции семян пшеницы на развитие аборигенной микробиоты в прикорневой почве	58
2.13. Определение токсичности инокулянтов на основе <i>T. atroviride</i> и <i>F. muscicola</i>	58
Глава 3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЯ	60
3.1. Антифунгальные свойства природных штаммов <i>Trichoderma spp.</i>	61
3.2. Совместимость <i>T. atroviride</i> и азотфиксаторов <i>in vitro</i>	69
3.3. Влияние <i>Trichoderma atroviride</i> , diaзотрофов и их комплексов на проростки в лабораторных опытах	70
3.4. Ауксинпродуцирующие свойства <i>T. atroviride</i> К-01П	76
3.5. Ферментативная активность комплекса <i>T. atroviride</i> К-01П и <i>A. chroococcum</i> РП-22	77
3.6. Культивирование микромицетов рода <i>Trichoderma</i>	79
3.6.1. Субстраты для культивирования <i>Trichoderma spp.</i>	79
3.6.2. Культивирование штамма-антагониста <i>T. atroviride</i>	84

3.7. Биоконтрольные свойства комплексов <i>T. atroviride</i> К-01П и diaзотрофов ...	86
3.8. Влияние микробной инокуляции семян пшеницы на биологическую активность ризосферной почвы и биохимические показатели растений	89
3.8.1. Биологическая активность ризосферной почвы	89
3.8.2. Мульти субстратное тестирование ризосферного микробиома	90
3.8.3. Пигментный фонд растений и уровень окислительного стресса.....	93
3.9. Эффективность микробных инокулянтов в полевых опытах при выращивании пшеницы	95
3.10. Аборигенные микробные комплексы под посевами пшеницы.....	102
3.10.1. Фототрофная наземная микробиота.....	102
3.10.2. Аборигенная микробиота прикорневой зоны	107
3.11. Эколого-токсикологические исследования.....	108
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	110
ВЫВОДЫ	112
СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ И УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ.....	113
БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК	114
ПРИЛОЖЕНИЯ.....	150

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность и степень разработанности темы исследования. По причине ежегодного возрастания техногенной нагрузки на экосистемы устойчивое развитие сельского хозяйства невозможно без разработки и внедрения новых биотехнологий. Данное направление является актуальным согласно Распоряжению Правительства РФ от 31 декабря 2020 года №3684-р об утверждении Программы фундаментальных научных исследований в РФ на долгосрочный период (2021–2030 гг.). Важное место в создании биотехнологических продуктов занимают грибы рода *Trichoderma*, среди которых известно множество штаммов с агрономически ценными свойствами (Садыкова и др., 2015; Литовка, 2018; Войтка и др., 2019; Guzmán-Guzmán et al., 2025). При этом в последние годы возросло внимание к использованию в агробиотехнологии микробных комплексов, в том числе на основе триходермы (Barbosa et al., 2022; Velmourougane et al., 2025). Грамотно подобранные ассоциации и композиции штаммов, в отличие от их монокультур, гораздо чаще демонстрируют комплексное воздействие на агробиоценозы (Панкратова и др., 2008; Домрачева и др., 2009).

В качестве потенциальных партнёров *Trichoderma* spp. рассматриваются группы бактерий-азотфиксаторов. Положительный агрономический эффект наблюдался при изучении комплексов триходермы с бактериями родов *Azotobacter*, *Azospirillum*, *Rhizobium*, *Anabaena* и др. (Михайловская и др., 2021; Saber et al., 2009; Prasanna et al., 2016; Velmourougane et al., 2019; Neelipally et al., 2020). Подавляющее большинство полевых испытаний комплексов *Trichoderma* spp. с диазотрофами приводилось в тропической и субтропической зонах (Prasanna et al., 2014; Barbosa et al., 2022). В то же время имеется небольшое количество исследований с данными об агробиотехнологическом использовании таких микробных комплексов в условиях умеренных широт (Авдеенко и др., 2014; Михайловская и др., 2021).

Современное мировое сельское хозяйство сталкивается с развитием агробиотеррозизма (Roberge, 2015; Kumar, 2024), изменением климата

(Шешегова, Щеклеина, 2022) и, как следствие, усилением вредоносности фитопатогенов, что требует совершенствования традиционных подходов по защите растений и повышению их продуктивности, включая использование биотехнологий. Так, в многолетних исследованиях кафедры агробиотехнологии, ландшафтной архитектуры и пищевых производств (далее – АЛАиПП) Вятского ГАТУ доказана применимость различных азотфиксаторов в системе земледелия (Калинин, 1995; Ковина, 2001; Панкратова и др., 2004; Домрачева и др., 2019). Несмотря на широкую практику применения биопрепаратов на основе бактерий-азотфиксаторов (Завалин, 2022; Степанов и др., 2023), оставались неисследованными отдельные аспекты агробиотехнологического потенциала комплексов микромицетов *Trichoderma* spp. и diaзотрофов, включая их влияние на продуктивность сельскохозяйственных культур в зоне Евро-Северо-Востока России.

Всё вышесказанное говорит о необходимости создания эффективных комплексов грибов рода *Trichoderma* и diaзотрофов с целью последующего их многоканального использования в агробиотехнологии, в том числе в системе земледелия умеренной климатической зоны.

Цель работы: оценка возможности агробиотехнологического применения комплексов микромицетов *Trichoderma* spp. с цианобактериями и гетеротрофными бактериями-азотфиксаторами для повышения продуктивности агроценозов.

Основные задачи исследования.

1. Выявить путём скрининга изоляты грибов рода *Trichoderma* с выраженными антифунгальными свойствами и оценить их биосовместимость со штаммами цианобактерий и гетеротрофных бактерий-азотфиксаторов.
2. Исследовать в условиях *in vitro* фиторегуляторные свойства комплексов *Trichoderma* spp. и diaзотрофов и их ферментативную активность.
3. Оценить биоконтрольный потенциал триходермально-diazотрофных комплексов в условиях почвы, заражённой фитопатогеном *Fusarium culmorum*, а также их влияние на биологическую активность ризосферной почвы.

4. Изучить действие комплексов микромицетов рода *Trichoderma* и diaзотрофных штаммов на рост и развитие мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) в полевых мелкоделяночных опытах.

5. Провести комплексную эколого-токсикологическую оценку микробных инокулянтов *Trichoderma* spp. и diaзотрофов, включающую исследование их влияния на аборигенный почвенный микробиом и оценку острой токсичности на препарате «Эколюм» и ракообразных *Daphnia magna*.

Научная новизна работы. Доказана в условиях *in vitro* антагонистическая активность нового изолята *Trichoderma atroviride* К-01П в отношении грибных фитопатогенов, а также его биосовместимость с diaзотрофами *Fischerella muscicola* 300, *Azotobacter chroococcum* РП-22 и *Rhizobium leguminosarum* bv. *trifolii* 348a.

В опытах *in vitro* с проростками горчицы белой (*Sinapis alba* L.), яровой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) и клевера паннонского (*Trifolium pannonicum* Jacq.) показаны агрономическая применимость и фитостимулирующие свойства комплексов *T. atroviride* К-01П, *F. muscicola* 300, *A. chroococcum* РП-22 и *R. leguminosarum* 348a. Проведена оценка полевой эффективности циано-триходермального комплекса *T. atroviride* К-01П + *F. muscicola* 300 в мелкоделяночных опытах при предпосевной инокуляции мягкой пшеницы.

Создан комплекс штаммов *T. atroviride* К-01П + *A. chroococcum* РП-22, обладающий более высокой целлюлазной и фосфатсольюбилизирующей активностью, чем монокультура *T. atroviride* К-01П.

Установлена способность комплексов *T. atroviride* К-01П с *A. chroococcum* РП-22 и *F. muscicola* 300 снижать развитие корневых гнилей у проростков пшеницы в условиях инфекционного фона *F. culmorum* Р/з-16, усиливать азотфиксацию и эмиссию углекислого газа в ризосфере пшеницы, а также методом мультисубстратного тестирования доказана способность микробного инокулянта *T. atroviride* К-01П + *A. chroococcum* РП-22 + *F. muscicola* 300 расширять метаболические возможности ризосферного микробиома.

Теоретическая и практическая значимость работы. Результаты, полученные в ходе диссертационного исследования, расширяют традиционные представления о возможности использования грибов рода *Trichoderma* и бактерий-азотфиксаторов в агробiotехнологии, обусловленной повышением их эффективности в составе микробных комплексов.

Выделены из различных экотопов 26 природных изолятов микромицетов рода *Trichoderma* с целью исследования возможности их применения в агробiotехнологии. Отобран активный штамм *T. atroviride* К-01П с сильной антифунгальной активностью в отношении грибных фитопатогенов. Выделены микромицеты родов *Fusarium*, *Sclerotinia*, которые используются в качестве тест-организмов для выявления природных штаммов, обладающих биоконтрольными свойствами.

На основе *T. atroviride* К-01П, а также diaзотрофных штаммов *F. muscicola* 300, *A. chroococcum* РП-22 и *R. leguminosarum* 348a, составлены микробные комплексы, обладающие фитостимулирующими, фунгицидными, целлюлозолитическими, фосфатсолюбилизующими свойствами.

Разработанный в рамках исследования бинарный инокулянт *T. atroviride* К-01П + *F. muscicola* 300 для защиты и стимуляции роста растений прошёл 2 года мелкоделяночных испытаний в фитопитомнике Федерального аграрного научного центра Северо-Востока им. Н.В. Рудницкого (г. Киров). Результаты опытов оформлены в виде акта полевых испытаний (межучрежденческий уровень внедрения). Материалы диссертации используются на лабораторных занятиях со студентами агрономического направления Вятского ГАУ по дисциплинам «Микробиология», «Использование микроорганизмов в сельском хозяйстве», «Методы количественного учёта микроорганизмов», «Почвенные микроорганизмы» (учрежденческий уровень внедрения).

Объект и предмет исследования. Объектами исследования служили штаммы микромицетов *Trichoderma* spp. и diaзотрофов, а также растения яровой мягкой пшеницы, горчицы белой и клевера паннонского. В качестве предмета исследования выступало агробiotехнологическое применение комплексов новых

природных штаммов-антагонистов рода *Trichoderma* с различными группами бактерий-азотфиксаторов.

Методология и методы диссертационного исследования. Методология исследования соответствовала поставленным задачам. В качестве специальных экспериментальных методов использовали микробиологические, биохимические, агрономические, биотехнологические, экотоксикологические методы, а также методы статистической обработки данных.

Положения, выносимые на защиту.

1. Штамм *Trichoderma atroviride* К-01П обладает антифунгальной, ферментативной и фиторегуляторной активностью, биосовместим с диазотрофами и экологически безопасен, вследствие чего является перспективным для разработки полифункциональных биопрепаратов.

2. Интродукция комплексов *T. atroviride* К-01П с *A. chroococcum* РП-22 и *F. muscicola* 300 повышает интенсивность эмиссии CO₂ и азотфиксации в ризосферной почве и способствует возрастанию пула фотосинтетических пигментов у мягкой пшеницы.

3. Комплексы *T. atroviride* К-01П, *F. muscicola* 300 и *A. chroococcum* РП-22 обладают более сильными биоконтрольными свойствами в сравнении с монокультурами данных штаммов.

4. Инокуляция семян мягкой пшеницы штаммами *T. atroviride* К-01П, *F. muscicola* 300 и их комплексами повышает урожайность и не угнетает микробиоту в почве под посевами.

Степень достоверности и апробация результатов. Достоверность результатов исследования определяется использованием современных методов исследования в соответствии с поставленной целью и задачами, достаточным по объёму фактическим материалом и наличием соответствующих контролей, а также использованием методов статистической обработки экспериментальных данных.

Материалы диссертации представлены в виде докладов на Всероссийской научно-практической конференции с международным участием «Биодиагностика

состояния природных и природно-техногенных систем» (Киров, 2021, 2024); Международной научно-практической конференции «Экология родного края: проблемы и пути их решения» (Киров, 2023–2025); Всероссийской Пущинской конференции «Биохимия, физиология и биосферная роль микроорганизмов» (Пушино, 2024); Международной научной конференции «Роль почв в биосфере и жизни человека» (Москва, 2025); Ежегодной научной сессии аспирантов и молодых ученых (Вологда, 2025).

Личный вклад автора. Вклад автора в подготовку диссертационной работы заключался в поиске и анализе литературных источников, постановке цели и задач исследования, подборе экспериментальных методик, планировании и проведении экспериментов, статистической обработке данных, а также в подготовке материалов для публикаций и их апробации. Все экспериментальные работы с привлечением узкопрофильных специалистов, связанные с проведением фитопатологической оценки в рамках мелкоделяночных опытов, экотоксикологических и биохимических исследований, анализа альгоцианофлоры выполнены с непосредственным участием автора диссертации. Суммарный личный вклад соискателя составляет более 80%.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 7 печатных работ, из них 7 статей в рецензируемых научных изданиях, рекомендованных для защиты в диссертационном совете МГУ имени М.В.Ломоносова. В статьях, опубликованных в соавторстве, основополагающий вклад принадлежит соискателю.

Структура и объём диссертации. Работа изложена на 157 страницах машинописного текста, содержит 25 рисунков, 20 таблиц. Диссертация состоит из следующих частей: введения, обзора и анализа литературы, объектов и методов исследования, главы результатов исследования и обсуждений, а также заключения, выводов и библиографического списка, включающего 263 литературных источника, в том числе 142 – на иностранном языке, 7 приложений.

Благодарности. Автор искренне благодарит научного руководителя д.б.н., профессора **Л. И. Домрачеву** за поддержку в работе над диссертацией, к.б.н.

А. И. Фокину и к.б.н. **С. Ю. Огородникову** за помощь в биохимических опытах, д.б.н. **Т. К. Шешегову** и к.с.-х.н. **Л. М. Щеклеину** за помощь в полевых опытах, д.б.н. **Л. В. Кондакову** за участие в исследовании цианоальгофлоры, д.б.н. **А. С. Олькову** за помощь в токсикологических исследованиях, к.б.н. **Н. В. Костину** и к.б.н. **М. В. Горленко** за помощь в газохроматографическом анализе и МСТ. Автор выражает признательность д.б.н. **И. Г. Широких** за предоставление культур фитопатогенов, зав. лаб. биомониторинга Коми НЦ УрО РАН д.т.н. **Т. Я. Ашихминой** и зав. каф. биологии почв МГУ им. М.В.Ломоносова д.б.н. **А. Л. Степанову** за предоставление оборудования для проведения работы, а также коллективу и студентам кафедры АЛАиПП Вятского ГАТУ за содействие в совместных опытах.

Глава 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ¹

1.1. Номенклатура, экология и морфология микромицетов рода *Trichoderma*

Триходерма (*Trichoderma*) – род нитевидных грибов-аскомицетов семейства гипокрейнные (*Hypocreaceae*). Как представители гифомицетов, *Trichoderma* spp. образуют свободные конидиальные спороношения (Алимова, 2006).

Микромицеты рода *Trichoderma* являются космополитами, населяющими различные экониши. Кроме свободноживущих почвенных представителей *Trichoderma* spp., грибы этого рода представлены среди колонизаторов мёртвого органического материала, различных видов базидиомицетов и среди ассоциированных с растениями эндофитов (Чиняева, Калганов, 2023; Bae et al., 2009; Mendoza-Mendoza et al., 2016). Кроме того, известны случаи выделения триходермы из средиземноморских губок (Gal-Hemed et al., 2011; Panizel et al., 2013).

Первые описания *Trichoderma* spp. датированы концом XVIII: первыми были охарактеризованы такие виды, как *T. viride* (1794) и *T. roseum* (1795) (Литвинов, 1967). Виды триходермы неоднократно подвергались ревизии, в частности, в трудах Рифаи и Биссетта (Rifai, 1969; Bissett, 2011). Изначально ревизия проводилась с использованием морфологических и телеоморфных характеристик микромицета, а в дальнейшем для видовой идентификации микромицетов стали применяться молекулярно-генетические методы, такие как секвенирование и многолокусный анализ. В результате проведённых исследований в настоящее время идентифицировано и классифицировано более 400 видов рода *Trichoderma* (Guo et al., 2023; Peixoto et al., 2025).

До недавнего времени наименование *Trichoderma* относилось только к бесполой (анаморфной) стадии развития микромицета, а половая стадия

¹ Содержимое, изложенное в данной главе, опубликовано в следующей научной статье автора в журнале, рекомендованном для защиты в диссертационном совете МГУ имени М.В.Ломоносова по специальностям и отрасли наук:

Домрачева Л.И., Стариков П.А., Ковина А.Л., Ашихмина Т.Я. Использование микромицетов рода *Trichoderma* и консорциумов на их основе в агробиотехнологии (обзор) // Теоретическая и прикладная экология. – 2024. – № 1. – С. 6–18. EDN JAUPNA (Импакт-фактор 0,5 (JIF)). Вклад автора в печатных листах: (0,45/0,81) (В скобках приведён объём публикаций в печатных листах и вклад автора в печатных листах)

(телеоморфа) именовалась *Hypocrea*. После отмены положения о двойной номенклатуре для всех представителей данного рода, включающего плеоморфные виды, было принято единое наименование – *Trichoderma*, которое впервые было опубликовано ранее, чем *Hypocrea* (Manoharachary et al., 2020).

На гифах воздушного мицелия триходермы находятся конидии (споры). Споры *Trichoderma* spp. различаются по размеру, форме и текстуре поверхности. Первые два признака в силу своей вариабельности в зависимости от окружающих условий не являются важной характеристикой в видовой идентификации данных организмов. Цвет и оттенок конидий трудно поддается интерпретации, поэтому также не относится к надежному признаку. В то же время орнаментация конидий, форма фиалид являются куда более ценными и полезными признаками для определения видов триходермы (Manoharachary et al., 2020).

1.2. Использование грибов *Trichoderma* в агробiotехнологии

Trichoderma spp., начиная с 20-х – 30-х годов XX века, стали активно использоваться в сельскохозяйственной практике (Harman, 2006; Srivastava et al., 2015). Интерес научного сообщества к представителям рода *Trichoderma* связан с их уникальными физиолого-биохимическими особенностями. Данные микроскопические грибы вносят существенный вклад в формирование структуры микробиома почв, а также участвуют в биоремедиационных процессах, что обуславливает их многоканальное применение в современной агробiotехнологии (Домрачева и др., 2024).

1.2.1. Роль *Trichoderma* spp. в защите окружающей среды

Экологическая пластичность, характерная для микромицетов рода *Trichoderma*, обуславливает их доминирование в фоновых и антропогенно модифицированных почвах, включая урбанозёмы, насыщенные разнообразными поллютантами (тяжёлыми металлами, кислотными осадками, отработанными газами, противогололёдными реагентами, углеводородами, ядохимикатами и т. д.) (Киреева и др., 2003). Обладая значительным адаптационным потенциалом, штаммы *Trichoderma* spp. демонстрируют различия в физиологических аспектах: в частности, в скорости роста и температурном оптимуме, а также в структуре

биосинтетического аппарата и биологической активности метаболитов (Марфенина, 2005).

Значимость исследований в области защиты окружающей среды связана с необходимостью разработки стратегий, направленных на восстановление экологического равновесия в условиях, когда педосфера агробиоценозов и урбанизированных экосистем подвержена влиянию ксенобиотиков как природного, так и техногенного происхождения. Деграция плодородных почв, сопровождающаяся аккумуляцией токсичных веществ и ростом популяции патогенных и условно-патогенных микроорганизмов, подчёркивает актуальность комплексного подхода экологической ремедиации. Организмы, обладающие уникальными биодеграционными свойствами, представляют значительный интерес благодаря способности к адсорбции и метаболической трансформации ксенобиотиков до безвредных соединений. Согласно литературным данным, грибы рода *Trichoderma* являются перспективными биоремедиаторами (Tripathi et al., 2013).

Значение триходермы, как важного звена в поддержании экологического равновесия почв, связано со способностью её представителей к ферментативной деструкции разнообразных органических соединений. Грибы рода *Trichoderma*, действующие как микодеструкторы, характеризуются полифагией, что подтверждает их принадлежность к неспециализированным сапротрофам, населяющим различные субстраты (Громовых и др., 2014). Установлено, что *Trichoderma* spp. посредством гидролитической активности способствуют разрушению разнообразных отходов антропогенного происхождения и, как следствие, постоянной интеграции в биогеохимический цикл необходимых растениям элементов питания (Домрачева и др., 2012; Khandelwal et al., 2012).

Экспериментальные данные подтверждают, что род *Trichoderma* способен к элиминации токсичных соединений, включая пестициды и нефтепродукты, что является одной из важнейших функций этих микромицетов (Киреева и др., 2003, Свистова, 2003). Установлено, что виды триходермы, обитающие в загрязнённых почвах, обладают потенциалом к сорбции тяжёлых металлов (Ашихмина и др.,

2010). Биологические барьеры, представленные биоплёнками *T. longibrachiantum*, способны устранять загрязнение полициклическими углеводородами (Cobas et al., 2013). В опытах отмечалось, что в течение двух недель достигается 90%-ная элиминация фенантрена из водного раствора, а в почве через 28 дней снижение концентрации этого соединения составило 70%.

В многолетних опытах был показан потенциал *T. lignorum* к деструкции полимерных материалов, включая такие разновидности, как сэвилен, полистирол, полиэтилен, полиамид, поликарбонат и фторопласт-4 (Скугорева и др., 2021).

Действие триходермальных экзометаболитов способно вызывать деструкцию микотоксинов, тем самым снижая риск отравления ими людей и теплокровных животных при потреблении пищи и кормов (Rashad, Abdel-Azeen, 2020).

Отмечается важная роль грибов рода *Trichoderma*, обитающих в условиях загрязнения пестицидами (Колупаев и др., 2010). В частности штамм *T. viride*, изолированный из педосферы полигона для захоронения пестицидов, показывал значительную степень агрегации мицелия в процессе культивирования в среде, содержащей фунгицид тирам, а также гербицид симазин. Одновременно с ростом количества конгломератов мицелия отмечалась интенсификация разрушения данных ядохимикатов: степень деструкции симазина достигала 86,3%, а тирама – 98,7%. При этом экспериментальные данные исследования свидетельствуют о линейной зависимости интенсивности деструкции двух исследуемых агрохимикатов от их начальной концентрации. В других опытах была показана устойчивость *T. harzianum* и *T. asperelloides* к таким химикатам, как каптан и тиобендазол, а также к смеси каптан-карбоксин. Эффективность триходермы в плане подавления роста фузариума оставалась практически неизменной, несмотря на наличие указанных пестицидов в среде (Chararro et al., 2011).

1.2.2. Использование грибов *Trichoderma* в земледелии

Благодаря космополитизму, способности успешно конкурировать за экониши в педосфере, микопаразитической, антибиотической активности в отношении фитопатогенных микроорганизмов и устойчивости к многообразным

стрессовым факторам триходерма является одним из главных биоагентов, используемых в земледелии, в частности, для биологического контроля (Benitez et al., 2004; Bhardway, Kumar, 2017; de Olivera et al., 2022). Влияние *Trichoderma* spp. на фитопатогенные виды осуществляется напрямую за счёт продукции антимикробных метаболитов и способности к паразитизму, так и опосредованно, в виде конкуренции за питательные ресурсы и экониши, трансформации внешней среды, индуцирования устойчивости растений. При инокуляции семян представители *Trichoderma* spp. способны образовывать в ризосфере растений уникальную симбиотическую эндофитную систему (Bailey et al., 1998).

Синтрофные сети, образующиеся в результате межорганизменных связей с участием *Trichoderma* spp., основаны, в том числе, на передаче сложных сигналов минерализационной активности – лигнолитической, целлюлозолитической, пептидолитической и др. (Мирчинк, 1988; Огарков и др., 2008; Sinsabaugh et al., 2015). Свойства *Trichoderma* spp., определяемые их полифагией, проявляются в способности этих микромицетов к одновременному проявлению сапротрофии и антагонизму, в том числе паразитизму, в отношении фитопатогенов. Вместе с тем для триходермы характерно распространение в различных почвенно-климатических условиях, отличающихся вариативностью температуры, кислотности среды, ионно-солевого баланса, содержания тяжёлых металлов (Benitez et al., 2004; Hassanein, 2012). Адаптационные механизмы такой устойчивости могут быть связаны с продукцией специфических метаболитов. В качестве таких соединений могут выступать факторы роста, гидролазы, антибиотические вещества, сидерофоры, транспортные белки пермеазы. Представители триходермы незаменимы в биоконтроле благодаря пластичному метаболизму, способному в определённых условиях к сверхсинтезу подобных соединений (Vinale et al., 2013; Fenta et al., 2019). Научные исследования, посвящённые антимикробным свойствам микромицетов рода *Trichoderma*, наиболее продуктивны в контексте рассмотрения триады антагонист – растение – фитопатоген и функции каждого компонента в данной системе (Schmoll, Schuster, 2010; Alfiki, Weisskoptm, 2021).

1.2.3. Триходерма в защите строительной древесины

Древесина, утратившая жизнеспособность, служит подходящей питательной основой для разнообразных микробных сообществ. Наряду с сапротрофными видами, к деструкции строительной древесины способны и организмы-гемибиотрофы, которые могут после гибели растения-хозяина переходить на питание мёртвым органическим материалом. Ингибирование процессов жизнедеятельности дереворазрушающих грибов, способных к деструкции лигнина и целлюлозы, возможно путём применения микромицетов рода *Trichoderma*, активно используемых в системе земледелия для борьбы с фитопатогенами (Скугорева и др., 2023).

Биопрепараты на основе таких видов, как *T. harzianum* и *T. lignorum*, известны своей способностью ингибировать развитие плесневых грибов на поверхности сырой древесины, что подтверждается результатами исследований (Мазаник, 2011). При этом механизмы подавления развития дереворазрушающих грибов штаммами рода *Trichoderma* во многом схожи с путями их воздействия на сельскохозяйственные фитопатогены (Домрачева и др., 2022; Susi et al., 2011).

Сообщается об изоляте *T. viride*, который продуцирует водорастворимые соединения, способные проявлять антифунгальные свойства в отношении таких микромицетов, как пеницилл, аспергилл, кладоспориум и хетомиум (Огарков и др., 2019). Антимикотическую активность также могут проявлять и ряд летучих органических соединений рода *Trichoderma* альдегидной природы, таких как октаналь и гептаналь, что подтверждается в опытах *in vitro* и представляет собой возможность использования в биологической защите древесины (Humphris et al., 2001). Процессы синтеза и антимикробная активность исследуемых соединений во многом определяется параметрами культивирования штамма-продуцента, в частности, компонентным составом питательной среды. При культивировании триходермы на солодовом агаре её летучие органические метаболиты подавляли все тест-культуры в эксперименте, тогда как на минимальной среде антимикробный эффект практически не проявлялся (Wheatley et al., 1997). В совокупности механизмов антагонистической активности триходермы,

направленных на подавление микробов-разрушителей древесины, центральное место занимают антибиотические соединения, липопротеидные комплексы и гидролитические ферменты. Эти компоненты способствуют разрушению структурных элементов клеток микробов-деструкторов или дестабилизируют их жизненные функции.

Отмечено, что биополимер хитозан может использоваться в качестве защитного агента против фитопатогенных микроорганизмов, ответственных за разрушение древесины. Применение интегрированного подхода с использованием *T. harzianum* в комбинации с вышеупомянутым полисахаридом, демонстрирует значительную результативность в борьбе с дереворазрушающими грибами (Chittenden, Singh, 2009).

1.3. Антимикробные свойства *Trichoderma* spp.

Значительный антимикробный потенциал рода *Trichoderma* обуславливает повышенный интерес к этому виду в аспекте агrobiотехнологического использования. Идентифицировано более 200 вторичных метаболитов этих микромицетов, среди которых часть демонстрирует высокую биологическую активность (Ahluwalia et al., 2015).

Антимикробные свойства триходермы определяются физиолого-биохимическим потенциалом, свойственным представителям данного рода. Сдерживание распространения эпифитотий основывается на использовании микробных штаммов, обладающих способностью через синтез специфических соединений глубоко воздействовать на метаболизм фитопатогенов и положительно влиять на развитие растений. Важное место среди почвенных изолятов-антагонистов занимают микромицеты рода *Trichoderma*. Как правило, для первичного исследования антимикробного действия триходермы используют опыты *in vitro*. В данных экспериментальных системах изучается взаимодействие чистых культур штаммов, которое может быть обусловлено непосредственным контактом колоний, так и влиянием метаболитических продуктов. Например, в ходе эксперимента, направленного на исследование антагонистического потенциала *T. longibrachiatum*, было выявлено, что данный штамм триходермы активен в

отношении таких фитопатогенных микромицетов, как *Fusarium oxysporum*, *Aspergillus niger* и *Aspergillus tamarisii* (Sobowale et al., 2022).

Согласно результатам исследований, необратимые изменения на клеточном уровне у фитопатогенов и, как следствие, гибель или остановка их роста, вызываются разнообразными по природе антимикробными метаболитами триходермы (Reino et al., 2008; Keswani et al., 2014). Именно такая способность триходермы к синтезу экзометаболитов с антибиотической активностью в отношении фитопатогенов лежит в основе разработки биопрепаратов, широко используемых в земледелии для борьбы с микозами и бактериозами растений (Домрачева и др., 2022). Известны научные работы, в которых присутствует подробное описание химического строения этих метаболитов, а также характера их действия (Khan et al., 2020).

Природа вторичных секретируемых метаболитов в значительной степени определяет биологические свойства микроорганизмов, в том числе и представителей рода *Trichoderma* (Jelen et al., 2014). Метаболическая активность многочисленных штаммов триходермы, являющихся продуцентами биоактивных соединений, проявляется как в отношении растений, так и других микробов. Разнообразие таких метаболитов значительно варьирует среди различных видов и штаммов триходермы (Bhardway, Kumar, 2017).

Химический состав соединений определяется как генетически обусловленными факторами, так и факторами, связанными с условиями обитания или культивирования гриба. Вероятно, один из наиболее детальных анализов 390 вторичных метаболитов *Trichoderma* spp., их химической природы и механизма действия выполнен в обзоре на примере более чем 20 видов этого микромицета (Li et al., 2019). Эти соединения включают антибиотики пептаболы, терпены, кетоны, стероиды, амиды, лактоны, поликетоны, пептиды, пираноны, пиридин и циклопентеноны. Разнообразные формы воздействия данных соединений, включая цитотоксичность, в том числе к опухолевым клеткам, антифунгальную, антибактериальную и противовирусную активность, а также противовоспалительную активность, демонстрируют многоканальное влияние на биологические системы.

Кроме того, известны метаболиты триходермы с рострегулирующей и нематоцидной активностью, что также подтверждается результатами исследований (Аринбасарова и др., 2012; Schmoll, Schuster, 2010).

Представители рода *Trichoderma* в аспекте биоконтроля фитопатогенов реализуют ряд стратегий, таких как гиперпаразитические взаимодействия, конкурентные отношения и антибиоз, которые проявляются на уровне патоген – антагонист (Sood et al., 2020).

1.3.1. Гиперпаразитизм

Изоляты р. *Trichoderma* способны проявлять паразитизм по отношению к другим организмам (Singh et al., 2018). Причём многочисленные исследования показывают, что паразитический потенциал триходермы преимущественно распространяется на различные виды грибов (Boughalleb-M'Hamdi et al., 2018). Отношения, именуемые гиперпаразитическими, обусловлены тем, что триходерма может быть агрессивна к фитопатогенам, являющимся паразитами растений. Многостадийный физиолого-биохимический процесс гиперпаразитизма начинается с хемотропного взаимодействия, когда нити *Trichoderma* spp. осуществляют ветвление и рост, направленные к организму-мишени (Kulling et al., 2000). Благодаря высокому сродству углеводов на поверхности клеток триходермы с лектинами мишени происходит специфическое распознавание объекта, на который направлено паразитическое действие. Формирование специализированных структур, именуемых апрессориями, является результатом переплетения мицелия триходермы с гифами хозяина. Апрессории представляют собой утолщённые верхушки нитевидных отростков, включающих значительные количества осмотически активных соединений, и играют ключевую роль в процессе пенетрации клетки-мишени. Запуск микромицетами рода *Trichoderma* деструкционных процессов в клетках-мишенях, проявляющихся в их вздутии, деформации, укорочении и сокращении объёма протопласта, а также разрушении клеточных стенок, обусловлен синергичным действием секретируемых ферментов (глюканаз, хитиназ и протеаз). Осуществление ферментативного гидролиза внутренних полимеров завершает каскад этапов паразитизма и обеспечивает

осмолитическое питание штаммов рода *Trichoderma* (Harman, 2006; Srivastava et al., 2015; Yao et al., 2023).

Способность штаммов триходермы к паразитизму на фитопатогенных организмах множества родов, таких как *Phytophthora*, *Phytium*, *Peronospora*, *Rhizoctonia* и др. открывает широкие перспективы использования *Trichoderma* spp. в защите растений (Naseby et al., 2000; Hanada et al., 2009; Abbas et al., 2017; Mergawy et al., 2023).

Согласно исследованиям, механизмы транскрипции ДНК у *T. atroviride*, *T. virens*, *T. reesei* при их взаимодействии с фитопатогеном *Rhizoctonia solani* перестраиваются ещё до непосредственного контакта с целевым организмом. Данное изменение на молекулярном уровне проявляется в биосинтезе глюканаз, протеаз и цистеина, которые обеспечивают взаимодействие между фитопатогенным микромицетом и его антагонистом (Atanasova et al., 2013).

Некоторые виды насекомых, в том числе являющиеся вредителями сельского хозяйства, могут поражаться штаммами триходермы. Так, в опыте по скринингу энтомоцидных свойств *Trichoderma* spp. были обнаружены 4 изолята, показывающие активность в отношении пчелиной огнёвки. У двух из 4-х штаммов триходермы выявлены значимые показатели энтомоцидного действия на уровне 10,0 и 12,8% при титре суспензии 10^7 спор/мл (Войтка и др., 2021). Примеры, когда триходерма способствует биоконтролю насекомых, также были проиллюстрированы на тле, обитающей на томатах, чьи корни подвергались инокуляции грибом (Battaglia et al., 2013). Результаты исследования мультитрофной системы на основе видов *Solanum lycopersicum*, *T. longibrachiatum*, вредителя *Macrosiphum euphorbiae*, а также естественных врагов тли *Aphidius ervi* и *Macrolophus pygmaeus* показали, что инокуляция корней томата триходермой приводит к изменению профиля секретлируемых растений летучих органических соединений и, как следствие, к росту популяции паразитоидов и хищников, поражающих тлю.

Приводятся исследования энтомоцидных свойств *Trichoderma* spp. в отношении жука-усача *Xylotrechus arvicola*, являющегося вредителем

виноградников (*Vitis vinifera*) Испании. Было показано, что аборигенные штаммы виноградников *T. harzianum* и *T. gamsii* способствовали гибели более 92% яиц жука. Смертность личинок в опыте достигала более 65,0%, а сметность взрослых особей – от 87,5% (Rodriguez-Gonzalez et al., 2018).

Негативное воздействие фитопаразитических нематод на биологическую продуктивность растений связано с механическим повреждением корневых структур и проникновением фитопатогенных микроорганизмов в растительные ткани через нарушенные защитные барьеры. Представители триходермы, согласно исследованиям, демонстрируют способность паразитировать на взрослых особях круглых червей и их яйцах и уничтожать их (Goswami et al., 2008; Yao et al., 2023). Также описаны опыты, в которых доказана высокая нематоцидная активность биопрепарата *Trichoderma harzianum* T-22 (на уровне 90%), сопоставимая с инсектоакарицидом Вермитек (93–95%). Выявлен штамм *Trichoderma asperellum*, обеспечивающий индуцированную устойчивость *Solanum lycopersicum* L. к галловым нематодам *Meloidogyne incognita* за счёт снижения окислительного стресса в тканях растений томата (Zheng et al., 2024). Правда, до сих пор неясны основные механизмы, обеспечивающие такую устойчивость.

1.3.2. Изолированные ферменты триходермы как агенты биоконтроля

Ингибирующее влияние ферментов *Trichoderma* spp. на фитопатогенные микроорганизмы появляется даже в условиях *in vitro*. Так, в результате лабораторных экспериментов было установлено, что хитиназа *T. asperellum* демонстрирует способность к подавлению мицелиального роста *Sclerotium rolfsii* на уровне около 97%, а также *Colletotrichum* sp., ингибируя его рост на 95%) (Loc et al., 2019). Более того, в серии экспериментов в контролируемых условиях теплиц с применением ферментных препаратов *Trichoderma* spp. показано уменьшение уровня поражения клубники микромицетами рода *Colletotrichum* (Коломбет, 2018).

Также многообещающей является перспектива использования такого протеолитического фермента, как L-лизин- α -оксидаза, секретировать который

способны некоторые штаммы *Trichoderma* cf. *aureoviride* Rifai, *Trichoderma viride* (Аринбасарова и др., 2016; Kusakabe et al., 1979). Благодаря широкому спектру противоопухолевой активности этот фермент перспективен для разработки новых терапевтических средств (Лукашева, Березов, 2002; Березов, 2005). Этот фермент может найти потенциальное применение и в биозащите растений. Так, на тестовых штаммах бактерий, микромицетах, включая фитопатогены pp. *Fusarium* и *Rhizoctonia*, а также в модельном опыте с растениями фасоли в условиях искусственного инфекционного фона показано антимикробное действие L-лизин- α -оксидазы триходермы. Этот фермент обеспечивает продуценту адаптивное преимущество в конкуренции с другими видами, а также потенциально может участвовать в индуцировании системной устойчивости растений (Макрушин и др., 2017).

1.3.3. Конкурентные взаимоотношения как механизм биоконтроля

Ещё один важный механизм биологического контроля состоит в том, что *Trichoderma* spp. вступают в конкурентные интеракции с микробными сообществами, в том числе с фитопатогенной микробиотой. В естественной среде грибы р. *Trichoderma* осуществляют конкуренцию с патогенами растений не только за нутриенты, количество которых в среде значительно ограничено, но и за экологические ниши или колонизационные сайты в ризосферной зоне растений. По сравнению с многими другими компонентами ризосферной микробиоты, более высокая адаптивность рода *Trichoderma*, проявляющаяся в их развитой способности к захвату нутриентов из почвенного субстрата, является существенным конкурентным преимуществом этих микромицетов (Sood et al., 2020). основополагающий механизм, определяющий данное преимущество, заключается в способности триходермы к продукции сидерофоров, которые представляют собой низкомолекулярные биологически активные вещества, обеспечивающие солубилизацию нерастворимых железосодержащих соединений (Sánchez-Espinosa et al., 2020). Механизм, о котором идёт речь, не только способствует повышению уровня доступности ионов железа для растений, но и способствует предотвращению поглощения данного элемента фитопатогенными

микроорганизмами. К примеру, харзиановая кислота с сидерофорными свойствами, продуцентом которой является *T. harzianum*, продемонстрировала антимикробную активность против таких грибов, как *Pythium irregulare*, *Sclerotinia sclerotiorum* и *Rhizoctonia solani* (Vinale et al., 2009).

1.3.4. Антибиоз

Применение штаммов *Trichoderma* spp. в биологическом контроле фитопатогенов базируется также и на способности некоторых представителей этого рода выделять в окружающее пространство антимикробные агенты, т. е. на антибиозе. Данный процесс определяется способностью триходермы к синтезу разнообразных вторичных метаболитов, обладающих значительной антибиотической активностью и относящихся по своей химической природе к пептаиболам, поликетидам и терпенам (Sood et al., 2020). Среди них пептаиболы выделяются как наиболее изученные соединения, продуцируемые грибами рода *Trichoderma* и обладающие антибиотическими свойствами. Пептаибольные соединения, имеющие амфипатическую природу, которая обусловлена ацетилированным N-концом и C-концом, содержащим аминосирты, способны индуцировать формирование потенциалзависимых ионных каналов в мембранах клеток-мишеней, что приводит к их гибели (Sood et al., 2020). Данные соединения с молекулярной массой 500–2000 Да, характеризующиеся пептидной природой, содержат непротеиногенные аминокислоты (в основном гомоаланин). Приводятся сведения о штаммах *T. koningii*, *T. harzianum*, *T. longibrachiatum* и *T. asperellum*, которые являются продуцентами антимикробных пептаибольных соединений (Tamandegani et al., 2020).

Также, наряду с синтезом водорастворимых веществ антибиотического действия, доказано наличие у *Trichoderma* spp. способности ингибировать рост фитопатогенов за счёт синтеза летучих органических соединений, выполняющих роль биофумигантов (Álvarez-García et al., 2021).

1.3.5. Элиситоры и индуцированная устойчивость растений

Значимость триходермы в биоконтроле также выражается способностью этих микромицетов при колонизации корневой системы продуцировать

элиситоры и тем самым индуцировать устойчивость растений к патогенам (Mukherjee et al., 2013). В метаболоме *Trichoderma* spp. выявлены соединения, способные не только стимулировать непосредственное антагонистическое взаимодействие с фитопатогенами, но и активировать процессы фитогормональной регуляции и механизмы индуцированной защиты в тканях растений (Harman, 2006; Marra et al., 2006). Триходерма, колонизируя ризосферную зону посредством проникновения через эпидермис в кортикальные слои, выделяет соединения, которые на уровне транскрипционной активности модифицируют протеом растений, что ведёт к усилению их устойчивости и ростостимуляции. В результате исследования протеомов растений, находящихся во взаимодействии с патогеном и антагонистом р. *Trichoderma*, обнаружилось, что в растительных тканях присутствуют патогенобусловленные белковые комплексы, которые оптимизируют защитные механизмы растений. В качестве примера выступает исследование, показывающее, что взаимодействие *T. hamatum* с ризосферой какао обеспечивает не только резистентность к фитопатогенным организмам, но и адаптацию к водному дефициту в условиях тропической климатической зоны (Bae et al., 2009).

1.4. Использование *Trichoderma* spp. для увеличения урожайности и улучшения фитосанитарного состояния посевов

Согласно многочисленным экспериментальным данным, микромицеты *Trichoderma* spp. показывают антимикробные свойства не только в условиях контролируемых экспериментов, но и *in situ*. В исследовании с участием *T. harzianum*, *T. koningii*, *T. longibranchiatum* и двух изолятов *T. viride* показано их антимикотическое действие на фитопатогенов хлопчатника *Fusarium oxysporum* и *Rhizoctonia solani* (Hassanein, 2012). В другой работе выявили 10 ризосферных изолятов триходермы, которые в опыте с нутом (*Cicer arietinum*) показали уникальный спектр биоконтрольной активности против фитопатогенов, включающих *Macrophomina phaseolina* и *Sclerotium rolfsii*, в том числе за счёт способность к индукции системной устойчивости культивируемых растений (Pan, Bhagat, 2008).

Отмечено, что урожайность риса, основной агрокультуры для значительной части мирового населения, возрастает благодаря многоканальному воздействию различных видов триходермы, таких как *T. harzianum*, *T. asperellum*, *T. viride* и *T. atroviride*, используемых для инокуляции (Kalaisevi, Panneerselvam, 2011; Debnath et al., 2020). Обладая не только антагонистической, но и минерализационной активностью, данные штаммы обогащают почву необходимыми элементами в доступной для растений форме, обеспечивают устойчивость к засолению.

Экспериментальные данные подтверждают, что использование *T. atroviride*, *T. harzianum* и *T. longibrachiatum* превзошло по эффективности стандартные химические противогрибковые препараты. Почвенные штаммы триходермы из Саудовской Аравии продемонстрировали высокий потенциал в аспекте подавления фитопатогена тропических растений *Alternaria solani* (Imran et al., 2022).

В аспекте биологической борьбы против мучнистой росы (*Erysiphe alphitoides*) листьев дуба черешчатого (*Quercus robur*) был исследован штамм *T. asperellum*. При однократной инокуляции в первый год изолят снижал прогрессирование заболевания и продолжал оказывать своё защитное действие в течение последующих трёх лет. Также в варианте с инокуляцией *T. asperellum* наблюдалось снижение интенсивности водной транспирации, проявляющееся в виде увеличения уровня гидратации листьев дуба, что, скорее всего, является следствием элиминации патогена из тканей растения (Oszako et al., 2021).

В искусственных фитоценозах, в частности, в лесопитомниках, с течением времени происходит увеличение численности ряда фитопатогенных и токсинообразующих микромицетов на фоне сокращения числа микробов-антагонистов. Отмечается, что инокуляция почвы лесопитомников Красноярского края *T. viride* существенно повлияла на состав микобиоты за счёт сокращения численности представителей рр. *Cladosporium* (в 23,4 раза), *Alternaria* (в 7,5 раза) и *Fusarium* (в 2,3 раза). При этом наряду с резким увеличением популяции *T. viride*, отмечалось повышение численности грибов р. *Penicillium*. Таким образом, инокуляция почвы триходермой вызвала повышение биологического

разнообразия сапротрофных микромицетов, что в конечном итоге привело к улучшению фитосанитарного состояния почв лесопитомников (Кондакова, 2015).

В исследованиях было обнаружено, что у триходермы существует множество генов, обуславливающих биоконтролирующие свойства представителей данного рода микромицетов. Подробное исследование данных участков генома позволит создавать штаммы с высокой антагонистической активностью, а также трансгенные растения, обладающие устойчивостью к фитопатогенам (Srivastava et al., 2015).

Усиление биоконтрольных свойств генетически модифицированных микромицетов *Trichoderma* spp. может происходить как за счёт прямого действия на фитопатогенные виды, так и благодаря активации защитных сил растений. В частности, показано, что трансгенный штамм *T. atroviride* при инокуляции фасоли (*Phaseolus vulgaris* cv. Borlotto) в условиях высокого инфекционного фона *Botrytis cinerea* значительно превзошёл по своему защитному действию природный изолят. Кроме того, генномодифицированный микромицет отличался большей литической способностью в отношении фитопатогенов *Rhizoctonia solani* и *Pythium ultimum* (Brunner et al., 2005).

Было установлено, что комбинированное воздействие соляризации почвы и её обработки *T. harzianum* приводит к значительному усилению супрессивных свойств почвы в отношении *Botrytis cinerea* и *Sphaerotheca fuliginea*. Синергичное действие соляризации и инокуляции ризосферы триходермой способствовало снижению заболеваемости земляники, огурца и фасоли обыкновенной, листовая поверхность которых была обработана фитопатогенами (Levy et al., 2004).

Перспективность использования микромицетов рода *Trichoderma* в качестве средств биоконтроля также обусловлена их устойчивостью к высушиванию, что потенциально позволяет им сохранять жизнеспособность в условиях засухи. Исследования показали, что изолят *Trichoderma* sp., выделенный из образца ризосферной почвы *Ranunculus sceleratus*, отобранного в конце XIX века, ингибировал развитие *Fusarium culmorum* и *F. oxysporum*, что свидетельствует о

его потенциале борьбы с фузариозными инфекциями (Домрачева и др., 2019; Домрачева и др., 2023).

В литературе описываются не только биоконтрольные свойства представителей р. *Trichoderma*, но и приводятся сведения о штаммах-продуцентах фитогормонов (Нойос-Сарважал et al., 2009) и изолятах, ускоряющих рост растений за счёт способности к процессу мобилизации трудноусвояемых почвенных элементов питания (Tandon et al., 2020).

Показано, что воздействие метаболитов триходермы на растения является многогранным. В частности, оно приводит к ускорению процессов прорастания семян, активации морфогенеза вегетативных органов, а также увеличению уровня пигментов фотосинтеза в тканях, что в совокупности способствует увеличению скорости роста и развития растений (Garnica-Vergara et al., 2016; Lee et al., 2016). В результате исследования экзометаболитов *T. atroviride* было выявлено, что среди них 6-пентил-2Н-пиран-2-он (6PP) выступает в качестве преобладающего растворимого органического соединения, глубоко воздействующего на метаболические процессы у растений (Kottb et al., 2015; Garnica-Vergara et al., 2016). Обладая ауксиновой химической природой, 6PP проявляет ростстимулирующие свойства и способствует повышению устойчивости растений к абиотическим и биотическим стрессам, что показано на растениях *Arabidopsis thaliana*. Данный триходермальный метаболит проявил способность регулировать рост корневой системы арабидосиса, что проявлялось в виде ингибирования развития главного корня и активации роста боковых корней.

Отмечается, что грибы рода *Trichoderma* играют очень важную роль в повышении доступности элементов питания для растений, которые не способны самостоятельно усваивать нутриенты из нерастворимых минералов. В частности, насущной проблемой является обеспечение растений доступным фосфором. Исследования фосфатсолубилизирующей способности *T. harzianum* T-22 показало, что данный изолят способен обеспечивать растения доступными элементами питания за счёт синтеза хелатообразующих комплексов, продукции

огранических кислот и проявления высокой окислительно-восстановительной способности (Altomare et al., 1999).

1.5. Отбор и селекция штаммов для использования в агробιοтехнологии

За счёт своей космополитичности представители рода *Trichoderma* присутствуют в разнообразных географических районах планеты. Также встречаются сообщения о способности отдельных изолятов триходермы выживать в экстремальных условиях, например, в почвах Антарктиды (остров Аделаида, Антарктический полуостров) (Hughes et al., 2007), в ледяных туннелях на Северном полюсе (Jacobs et al., 1964), а также в горячих источниках округа Северный Сикким (Индия) (Das et al., 2021). Кроме того, микромицеты данного рода обнаруживались в баках с керосином (Klein, Eveleigh, 1998; Druzhinina et al., 2012). Это открывает перспективы отбора *Trichoderma* spp. для эффективного решения разнообразных агробιοтехнологических задач.

Помимо наличия агробιοтехнологически ценных свойств у конкретных изолятов, важным аспектом селективного отбора штаммов триходермы в качестве основы создания биопрепаратов является их приспособленность к определённым агроклиматическим условиям. Так, с целью интенсификации деструкции растительных полимеров и повышения агрономической пригодности почвы в северных районах производился процесс отбора и селекции адаптированных к данным условиям штаммов *T. asperellum*. Среди представителей этого вида были выявлены изоляты с высокой целлюлозолитической активностью и значительным антагонистическим потенциалом в отношении фитопатогенных микроорганизмов, поражающих зерновые культуры (Новикова и др., 2013). С древесины *Larix gmelinii* (Rupr.) в лиственничном редколесье (Таймыр) был выделен штамм *Trichoderma atroviride*, продуцирующий лигнолитические ферменты, активность которых сопоставима с таковой у ксилотрофных базидиомицетов (Литовка и др., 2017).

Для повышения эффективности применения биопрепаратов в условиях жаркого климата актуален поиск штаммов с устойчивостью к повышенным

температурам. Так, в индийскими учёными описывается использование штамма-антагониста *Trichoderma harzianum* ВНУ Р4, который отличался наибольшими темпами роста и ферментативной активностью при 45 °С в сравнении с другими изолятами в опыте. Отмечалась способность этого термотолерантного штамма увеличивать продуктивность бамии (*Abelmoschus esculentus* L.) (Singh et al., 2021). Также перспективным для использования в условиях сильного абиотического стресса является выделенный из почвы горячего источника штамм *T. asperellum* Tvb1. Он показал устойчивость к четырёхдневному воздействию высокой температуры (45 °С), концентрации NaCl 1,75 М и рН до 11, а также проявил антимикотические свойства в отношении *Fusarium oxysporum*, *Rhizoctonia solani* и *Sclerotium rolfsii* (Anwer et al., 2020).

В условиях дефицита пресной воды для орошения полей в Средиземноморье стал актуальным поиск галотолерантных агентов биологического контроля. Описано исследование, в рамках которого с морских губок выделили 2 изолята видов *T. atroviride* и *T. asperelloides*, устойчивых к повышенной солёности. Эти штаммы снизили поражение фасоли (*Phaseolus vulgaris* cv. Gloria) патогеном *Rhizoctonia solani* и проявили защитное действие против *Pseudomonas syringae* pv. Lachrimans на сеянцах огурцов (*Cucumis sativus* L. cv. Kfir) (Gal-Hemed et al., 2011).

1.6. Комплексы *Trichoderma* spp. с другими микроорганизмами, в том числе с азотфиксаторами

На основе штаммов триходермы, обладающих различными агробиотехнологически ценными свойствами, описанными выше, создаются биопрепараты, находящие широкое применение с целью улучшения качества сельскохозяйственной продукции и повышения урожайности возделываемых культур (Свистова, 2003, Woo et al., 2014; Es-Soufi et al., 2020).

Растения различных таксонов эволюционно приспособлены к формированию тесных ассоциативных связей с различными микроорганизмами, включая *Trichoderma* spp., которые посредством различных механизмов положительно влияют на рост сельскохозяйственных культур (Мельничук и др.,

2021). К таким растительно-микробным взаимодействиям можно применить теорию прайминга, которая предполагает активацию эндофитными микробами и их метаболическими продуктами пролонгированной устойчивости к патогенам (Harman, 2006).

Одним из путей достижения более комплексного действия микробных биопрепаратов на агроценозы является создание микробных комплексов, состоящих из синергично действующих штаммов. В частности, известно об успешном использовании представителей *Trichoderma* spp. в ассоциации с *Talaromyces* sp. (Kakvan et al., 2013), грибами *Acaulospora laevis* и *Funneliformis mosseae*, формирующими арбускулярную микоризу (Tanwar et al., 2013), а также *Bacillus subtilis* (Павлюшин и др., 2010; Титова и др., 2019). На основе исследований по утилизации сменных тепличных грунтов искусственная ассоциация *Trichoderma* sp. и стрептомицетов в модельном компостировании обеспечила возрастание в 2–4 раза численности микроорганизмов, участвующих в круговороте азота. Это, в свою очередь, привело к повышению степени разложения луково-торфяного субстрата на 53% и снижения биомассы отходов на 19% в сравнении с контролем (Широких и др., 2015).

Также перспективными партнёрами для *Trichoderma* spp. могут выступать бактерии-азотфиксаторы. Среди прокариот этой группы есть симбиотические представители, которые способны фиксировать атмосферный азот (N₂) только после колонизации клеток корня растения, а также свободноживущие виды, ассимилирующие азот вне тесных симбиотических связей (Завалин, 2012). Интродукция азотфиксирующих бактерий в агроценозы обеспечивает возможность снижения норм внесения в почву азотсодержащих удобрений, и в ряде случаев даже исключает необходимость их внесения (Barbosa et al., 2022). Кроме того, известны штаммы азотфиксаторов, способные к проявлению антимикробной активности. В частности, описаны такие свойства у *R. leguminosarum* (Joseph, et al., 1983; Rodelas et al., 1998), *R. japonicum* (Nandi et al., 2019), *Bradyrhizobium japonicum* (Mohamed et al., 2020), *Azotobacter chroococcum* (Chauhan et al., 2012), *Azospirillum brasilense* (Tortora et al., 2011).

Также среди азотфиксаторов особое место занимают фототрофные цианобактерии (ЦБ), среди которых есть представители с различными агрономически ценными свойствами, включая антагонистически активные штаммы. Так, в лабораторном опыте цианобактериальная триада *Fischerella muscicola*, *Nostoc paludosum* и *Nostoc muscorum* показала способность к сокращению у фитопатогена *Fusarium culmorum* количества грибных пропагул (в 3,7 раза) и длины мицелия (в 12,7 раза) в сравнении с показателями в контроле (Фокина и др., 2020). Также имеются сведения об антифузариозном действии ЦБ *Anabaena* sp. в отношении *Fusarium culmorum*, *F. graminearum*, *F. sporotrichioides*. Отмечается высокая антиоксидантная активность водного экстракта *Anabaena* sp., а также способность продуцировать такие важные биологически активные соединения, как D-лимонен, трибутилфосфат, α -пинен, сквален (Батаева и др., 2024). Кроме того, существует множество примеров, иллюстрирующих положительный эффект ЦБ на элементы урожайности и фитосанитарное посевов возделываемых сельскохозяйственных культур (Панкратова и др., 2008; Батаева и др., 2022; Темралеева и др., 2023).

Описанные выше агрономически ценные свойства азотфиксирующих бактерий способны дополнить биологический потенциал *Trichoderma* spp., что открывает перспективу создания на основе этих групп организмов биопрепаратов полифункционального действия для использования в агробиотехнологии.

В последнее годы внимание исследователей привлекает изучение бактерий рода *Rhizobium*, находящихся в сложных симбиотических отношениях с представителями *Leguminosae*, в аспекте их применения в агроценозах в сочетании с различными видами *Trichoderma* spp. (Das et al., 2017; Das et al., 2023). Анализ литературных данных показывает, что в период с 1991 года наибольшее количество таких исследований проведено на культуре сои (*Glycine max* (L) Merr), занимающей доминирующее положение на рынке бобовых культур (Barbosa et al., 2022). Также показано, что коинокуляция штаммами триходермы и клубеньковыми бактериями положительно влияет на урожайность нута (Shaban, El-Bramawy, 2011), арахиса (Neelipally et al., 2020), фасоли (Mweetwa et al., 2016), чечевицы (Das et al., 2017). Подавляющее большинство таких исследований

проводилось на территории стран с субэкваториальным и тропическим климатом (в Бразилии, Египте, Индии) (Barbosa et al., 2022). В одном из исследований данного направления было показано, что под действием ризобияльной инокуляции *Vigna radiata* в сочетании с использованием органического субстрата, обогащенного *T. hamatum* наблюдалось подавление патоконкомплекса *F. oxysporum* и *S. rolfsii*, вызывающего увядание растений, а также увеличение биологической урожайности культуры (Das et al., 2023).

Достаточно многогранными являются взаимоотношения представителей рода *Trichoderma* и цианобактериальных видов. Сообщается, что микромицеты способны оказывать как стимулирующее, так и ингибирующее влияние на физиологию ЦБ *Anabaena variabilis* в зависимости от титра грибного инокулянта и светового режима. Это является свидетельством высокой лабильности консортивных связей между микромицетами и ЦБ (al-Maadhidi, Henriksson, 1980). В более поздних исследованиях приводятся данные о том, что экссудат гриба *Trichoderma harzianum* стимулирует азотфиксацию (восстановление C_2H_2) *Anabaena variabilis*, причём, автоклавирование экссудата привело к снижению уровня активности нитрогеназы в опыте (al-Maadhidi, Madenat, 2009). Также имеются сведения о литической активности некоторых штаммов триходермы в отношении цианобактериальных видов (Jawad, 1982). Сообщается о способности *Trichoderma citrinoviride* подавлять рост вызывающей цветение водоёмов ЦБ *Microcystis aeruginosa* и разрушать синтезируемые ей токсины (Mohamed et al., 2014).

Известно о примерах стимуляции роста грибов под действием микрофототрофов. Отмечается, что на богатой среде (сусло-агаре) радиальный рост базидиомицета *Hericium erinaceus* стимулируется в присутствии *Nostoc paludosum* и *N. linckia*. На более поздних стадиях развития культуры герициума в присутствии *Fischerella muscicola* и *Nostoc* spp. в 3,5–9,0 раз в сравнении с контролем увеличивается количество зачатков плодовых тел гриба (примордиев) (Широких и др., 2018).

При исследовании метаболического профиля биоплёнок *Anabaena torulosa* + *Trichoderma viride* было обнаружено увеличение содержания сахаров и их конъюгатов, а также концентрации большинства аминокислот по сравнению с монокультурой ЦБ (Nishanth, Prasanna, 2022). Данные исследования являются актуальными, поскольку метаболиты таких комбинированных биоплёнок могут выступать в качестве хемоаттрактантов, способствуя укреплению растительно-микробных взаимодействий.

Среди примеров успешного применения биоплёнок на основе консортивных связей триходермы и ЦБ на полях хлопчатника можно отметить исследование, описанное индийскими исследователями (Prasanna et al., 2014). Предварительно авторами работы в лабораторных опытах было показано, что наиболее высокая интенсивность прорастания семян культуры наблюдалась в вариантах с комплексами *Anabaena* sp. + *B. subtilis*, а также *Anabaena* sp. + *T. viride*. В условиях открытого грунта при обработке семян хлопчатника биоплёнкой *Anabaena* sp. + *T. viride* растения обладали наибольшей сырой массой в опыте. Также было отмечено, что в условиях заражения ризоктонией комплекс триходермы и анабены показал лучшие результаты в плане защиты растений, превосходя по биоконтрольным свойствам коммерческий триходермальный биопрепарат.

Также отмечается положительный эффект биоплёнки *Anabaena* – *Trichoderma* при выращивании кукурузы, что выражается в наибольших показателях урожайности отдельных гибридов при использовании данного комбинированного инокулянта (Prasanna et. al., 2016). Кроме того, комплекс *Anabaena* + *T. viride* обеспечил повышение урожайности сои на 12–25% и увеличение микробной активности в ризосфере культуры (Prasanna et. al., 2013).

Наряду с ЦБ, ещё одними представителями свободноживущих азотфиксаторов являются бактерии р. *Azotobacter*. Известно несколько работ, в которых описывается его совместное применение с грибами рода *Trichoderma*. Несмотря на имеющиеся сведения об ингибирующем влиянии *Azotobacter* sp. в условиях *in vitro* на мицелиальный рост таких представителей триходермы, как

T. viride и *T. reesi* (Eyini et al., 2005), стоит учитывать, что взаимодействие штаммов в условиях педосферы является более многогранным. Кроме того, это не исключает, что из многообразия штаммов триходермы и азотобактера возможно составить такие композиции, которые будут не только антагонистически нейтральны друг к другу, но и смогут проявлять взаимное положительное влияние. В частности, были проведены полевые опыты, доказывающие, что в комбинированных биоплёнках на основе *Azotobacter chroococcum* и *Trichoderma viride* наблюдается синергизм биологической активности бактерии и микромицета. Это выражается в более прочной связи такой биоплёнки с ризосферой растений в сравнении с монокультурами, а также в модуляции способности к поглощению почвенных элементов и повышению их доступности для возделываемых культур (Velmourougane et al., 2019). В дальнейших опытах в условиях фитотрона было показано, что комбинированная биоплёнка на основе триходермы и азотобактера обеспечивает запуск системной устойчивости растений хлопчатника и пшеницы на начальных этапах онтогенеза, что выражается в стимуляции активности естественных защитных ферментов, продуцируемых тканями проростков (Velmourougane et al., 2024).

Согласно результатам опыта по исследованию совместимости трёх штаммов-антагонистов триходермы и сенной палочки с *Azospirillum* sp. в ризосфере кунжута, в случае использования комбинированного инокулянта, содержащего *Trichoderma viride*, *Trichoderma virens* и *Bacillus subtilis* значительно увеличивалась длина побегов и корневой системы и отмечалось минимальное в опыте поражение культуры *Macrophomina phaseolina* (Tassi) (Sankar et al., 1996).

Примечательно, что наличие определённых почвенных нутриентов может являться фактором, существенно влияющим на полевую эффективность комплексов триходермы с другими микроорганизмами. В частности, оценивался эффект одиночной инокуляции фасоли (*Phaseolus vulgaris*) и пшеницы (*Triticum aestivum* L.) штаммом *Azospirillum brasilense* с фитостимулирующей активностью, а также его комплексом с фосфатсолубилизатором *T. harzianum*. Оказалось, что в варианте с внесением фосфоритов в сочетании с коинокуляцией микромицетом и

бактерией растения обладали наибольшей продуктивностью в опыте (Öğüt et al., 2005). Помимо этого, использование комплекса *A. brasilense* и *T. harzianum* увеличивало интенсивность физиологических процессов, связанных с поглощением растениями почвенных микроэлементов в сравнении с инокуляцией монокультурой триходермы. Отмечается, что растения фасоли оказались более отзывчивыми на такую инокуляцию в сравнении с пшеницей. При этом комплекс азоспириллума и триходермы существенно, более чем на 40% в сравнении с контролем, увеличивал содержание и накопление цинка (Öğüt et al., 2006). Таким образом, микробная инокуляция растений ростстимулирующими штаммами потенциально является важным подходом в борьбе с дефицитом питательных микроэлементов в ризосфере растений.

Несмотря на немалое количество зарубежных исследований по данному направлению, имеется лишь небольшое количество сведений по практическому применению комплексов триходермы и diaзотрофов в условиях умеренной климатической зоны.

Коллективом белорусских учёных показан положительный эффект применения смешанного микробного инокулянта на основе *Azospirillum brasilense* и *Trichoderma longibrachiatum*. Применение такого комплекса оказало наибольшее влияние на число продуктивных стеблей тритикале озимого (*Triticosekale*) (553–573 шт./м² в сравнении с контрольными значениями 511–554 шт./м²), а также на снижение уровня развития болезни растений в 1,7–2,6 раза. Применение композиции *Azospirillum* + *Trichoderma* также способствовало повышению содержания сырого белка в зерне тритикале относительно контроля и при использовании в качестве инокулянта монокультуры триходермы (Михайловская и др., 2021). Разработан трёхпонентный микробный инокулянт на основе *A. brasilense*, *T. longibrachiatum* и *Bacillus circulans*, при применении которого снижалось распространение корневой гнили ячменя ярового на 52–58%, развитие болезни (восковая спелость) – в 2,6–2,9 раза с биологической эффективностью на уровне 66–70%. На посевах озимой ржи результаты по данным показателям были примерно сопоставимы с действием комбинированного биопрепарата на ячмене.

Были установлены прибавки урожайности на уровне 7,0–9,8% у ржи и 9,3–9,2% у ячменя по почвенно-эрозионной катене (Михайловская и др., 2020).

В настоящее время на отечественном рынке представлен довольно скромный ассортимент биопрепаратов на основе триходермы и ассоциированных азотфиксаторов. Среди зарегистрированных коммерческих биологических агентов из данной группы можно выделить «Геостим» (Биотехагро) на основе *Trichoderma viride*, *Azomonas agilis*, *Azotobacter chroococcum*, а также препарат «Геостим ФИТ» нескольких марок, содержащий *Chaetomium globosum*, *Trichoderma viride*, *Bacillus megaterium*, *Azospirillum brasilense*, *Rhizobium leguminosarum*, *Mesorhizobium ciceri*, *Bradyrhizobium japonicum*, *Bacillus subtilis* (<https://xn--80abhgo0bdpo5a.xn--p1ai/geostim>, 2024; <https://xn--80abhgo0bdpo5a.xn--p1ai/geostim-fit>, 2024). Приводятся сведения о положительном влиянии биопрепарата «Геостим» при возделывании нута, озимой пшеницы и подсолнечника и при обработке пожнивных остатков злаков (Авдеенко и др., 2014; Беляков, Тубалов, 2017; Авдеенко и др., 2019; Полиенко, 2020).

Использование биоудобрений на основе микробных комплексов триходермы и diaзотрофов (pp *Azotobacter*, *Rhizobium*) приводит к наибольшему положительному воздействию на биологическую активность и фитосанитарное состояние почв. Отмечается, что использование азотфиксирующих микроорганизмов совместно с целлюлозолитическими грибами увеличивает скорость биодegradации соломы (Алимова, 2006). Сообщается о положительном влиянии смеси грибов *Trichoderma lignorum* 81-17 и *Trichoderma viride* f-2001, а также бактерии *Azotobacter chroococcum* В-1085 на интенсивность разложения целлюлозы (Проконова, 2019).

На кафедре агробиотехнологии, ландшафтной архитектуры и пищевых производств Вятского ГАТУ проводилась многолетняя работа по изучению агрономически ценных свойств различных diaзотрофов, включая ризобии и цианобактериальные штаммы. В частности, в серии опытов высокую эффективность при предпосевной инокуляции лядвенца рогатого показал diaзотрофный комплекс *Mesorhizobium loti* и *Fischerella muscicola* (Домрачева и

др., 2014, Домрачева и др., 2019). На основе литературных данных о положительном воздействии на растения триходермально-дiazотрофных комплексов можно предположить, что дополнительное введение в препаративную форму на основе азотфиксаторов штаммов *Trichoderma* spp. положительно повлияет на рост и продуктивность бобовых растений. Не исключён потенциальный положительный эффект коинокуляции триходермой и свободноживущими diaзотрофами при возделывании других культур в климатических условиях России.

Заключение по обзору литературы

Агробиотехнологическая значимость представителей р. *Trichoderma* обусловлена их уникальными свойствами, проявляющимися в многообразии метаболических путей и адаптивных возможностей. Способность этих микромицетов к синергичным и антагонистическим взаимоотношениям с различными биологическими видами, включая не только высшие растения и представителей микрофлоры, но и насекомых, нематод, свидетельствует об экологической значимости грибов р. *Trichoderma*.

Защитные свойства триходермы в отношении высших растений, определяющие перспективность создания на основе этих грибов средств биоконтроля, проявляются не только в прямом воздействии на фитопатогенные виды путём синтеза антибиотических соединений, литических ферментов и других метаболитов антимикробного действия, но и опосредованно, через активацию систем индуцированной устойчивости. Значимость метаболитов триходермы для растений также выражается не только в их иммуномодулирующем действии, но и в способности позитивно влиять на ростовые и физиологические процессы.

Результаты проведённых ранее исследований, демонстрирующие аспекты практического применения *Trichoderma* spp. в сочетании со свободноживущими и симбиотическими азотфиксаторами, всесторонне показывают перспективность применения таких микробных комплексов в экваториальных и субэкваториальных широтах при возделывании различных культур. Однако в

различных агроклиматических условиях эффект применения таких комплексов может сильно варьировать из-за множества факторов, что необходимо учитывать при внедрении триходермально-дiazотрофных инокулянтов в практику земледелия. Эффективность любых микробных комплексов, а также их стабильность во времени сильно связана не только с климатическими условиями, но с уровнем конкуренции со стороны аборигенной почвенной микробиоты в отношении интродуцентов, ризосферным эффектом культуры, балансом питательных элементов в ризосферной зоне, уровнем генетической стабильности штаммов-интродуцентов и др. (Zaidi et al., 2009).

По этим причинам по-прежнему остаётся актуальным вопрос о перспективах использования триходермально-дiazотрофных комплексов в различных почвенно-климатических условиях и на культурах растений разных таксонов.

Несмотря на огромное количество коммерческих биопрепаратов на основе пропагул *Trichoderma* spp. и их метаболитов и большой объём научных работ, посвящённых всестороннему изучению этих микромицетов, триады их взаимоотношений с растениями и патогенами, малоисследованным остаётся вопрос совместного применения грибов р. *Trichoderma* в сочетании с дiazотрофами в условиях умеренной климатической зоны.

Глава 2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Диссертационное исследование проведено в соответствии с поставленной целью и задачами. При выполнении работы использовали микробиологические, биохимические, агрономические, биотехнологические, экотоксикологические и статистические методы исследований. Экспериментальные исследования выполнены на кафедре агробиотехнологии, ландшафтной архитектуры и пищевых производств института инженерии и агробиотехнологии Вятского государственного агротехнологического университета.

К обсуждению результатов привлечены материалы как индивидуальных, так и совместных исследований с коллегами, которые отражены в общих публикациях. Для математической обработки результатов *in vitro* опытов с проростками растений и мелкоделяночных испытаний использовали программу AGROS 2.07, в которой производили расчёт наименьшей существенной разницы с уровнем доверительной вероятности 95% ($НСР_{0,95}$). Для остальных опытов оценивали разброс данных путём подсчёта средних величин и среднего квадратичного отклонения для выявления доверительного интервала при 5%-ном уровне значимости в программах Microsoft Excel и STATISTICA.

2.1. Штаммы микроорганизмов, их выделение и среды культивирования

Объектами исследования являлись 26 природных изолятов микромицетов, выделенных из образцов почвы, древесины и с поверхности плодовых тел базидиальных грибов. Эти изоляты по культуральным и морфологическим свойствам соответствуют роду *Trichoderma* (Саттон, 2000).

В качестве тест-культур для оценки антагонистической активности штаммов триходермы использовали различные изоляты грибных фитопатогенов. *Sclerotinia sclerotiorum* (с луковицы лука репчатого), *Fusarium* sp. Ч-23 (с луковицы чеснока озимого), *F. oxysporum* К-1 (с клубня картофеля) и *Fusarium* sp. Т-21 (с листьев туи западной) выделены из тканей поражённых растений. Идентификацию этих микромицетов провели на основании микроскопических исследований. Кроме того, были использованы культуры фитопатогенов

Alternaria alternata, *Aureobasidium pullulans*, *Fusarium culmorum* Р-з/16, *F. oxysporum* Г-15, *F. moniliforme*, *F. proliferatum*, любезно предоставленные сотрудниками ФАНЦ Северо-Востока им. Н.В. Рудницкого д.б.н. И.Г. Широких и д.б.н. Т.К. Шешеговой. Штамм *F. equiseti* получен от С.А. Солодовника из Белгородской области.

Помимо микромицетов, объектами исследований являлись культуры бактерий-дiazотрофов. Альгологически чистая культура цианобактерии (ЦБ) *Fischerella muscicola* 300 выделена из луговой дерново-подзолистой почвы на территории Кировской области (Оричевский район) к.б.н. А.Л. Ковиной. Эту ЦБ идентифицировала до вида и отметила как впервые встреченный в Кировской области д.б.н. Л. В. Кондакова (Домрачева и др., 2014). Штамм клубеньковой бактерии *R. leguminosarum* 348a выделен из ризосферы клевера и прошёл во ВНИИСХМ селективный отбор на способность успешно формировать тесный симбиоз с ризосферой этих растений и идентифицирован до вида при помощи анализа вариабельного участка V3-V4 гена 16S рРНК во ФГУП ГосНИИ Генетика (г. Москва), включён во Всероссийскую коллекцию промышленных микроорганизмов (Калинин и др., 2017). Изолят *A. chroococcum* РП-22 выделен из ризосферы яровой пшеницы (отбор почвы произведён в момент уборки урожая – август 2022 г.) и идентифицирован до вида при помощи анализа вариабельного участка V3-V4 гена 16S рРНК в ООО «Синтол» (г. Москва) (рис. 1, прил. 4).

Отбор образцов древесины и плодовых тел базидиальных грибов для выделения триходермы приводили на территории Кировского дендрологического парка (ноябрь 2021 г.). Почвенные образцы отбирали у берега реки Мостовицы (микрорайон г. Кирова «Чистые пруды», октябрь 2021 г.). Также производили отбор ризосферной почвы для выделения *A. chroococcum* в момент уборки пшеницы на территории фитопитомника ФАНЦ Северо-Востока (август 2022 г.).

Для получения чистых культур фитопатогенов производили отбор поражённых частей сельскохозяйственных культур (клубни, луковицы, стебли, листья и др.).



Рисунок 1. Культура *Azotobacter chroococcum* РП-22 на среде Эшби

Для выделения микромицетов и бактерий использовали методы многократных пересевов на агаризованные селективные питательные среды (для грибов – на Чапека, для свободноживущих азотфиксаторов – среду Эшби), а также методы серийных разведений с целью получения моноспоровых изолятов и клонов одной клетки (в случае неспорообразующих бактерий).

Для получения микробных инокулянтов культивировали штаммы на агаризованных средах: *Trichoderma* spp. – на среде Чапека, *A. chroococcum* – на среде Эшби, *R. leguminosarum* – на бобовом агаре, после чего путём смыва клеток стерильной дистиллированной водой с агаровой пластинки получали их суспензии. Для культивирования *F. muscicola* использовали жидкую безазотистую среду Громова №6, отделяли биомассу ЦБ от культуральной среды при помощи центрифугирования (12000g, 10 минут), после чего суспендировали в стерильной дистиллированной воде и гомогенизировали на гомогенизаторе MPW-302 (Польша) при 9000 мин⁻¹ в течение 3 мин (режим, не нарушающий целостности цианобактериальных клеток) согласно методике (Фокина и др., 2017).

Титры суспензий ЦБ и микромицетов подсчитывали по формуле (1) с использованием камеры Горяева:

$$M = \frac{n \cdot 1000}{V} \cdot N,$$

где M – искомое количество клеток, мл^{-1} ; n – количество подсчитанных клеток в квадрате; 1000 – коэффициент перевода см^3 в мм^3 ; V – объём квадрата сетки камеры, мм^3 ; N – степень разведения микробной суспензии.

Концентрацию суспензий *A. chroococcum* и *R. leguminosarum* определяли с помощью стандартного образца мутности бактериальных взвесей (изготовитель – ФГБУ «НЦЭСМП»), а также методом серийных разведений исходной суспензии с последующим подсчётом КОЕ, выросших на плотной питательной среде.

В работе применяли следующие питательные среды, рецептура которых представлена в Приложении 1.

Питательные среды были приготовлены в соответствии с общепринятыми методиками, а также в соответствии с протоколами, описанными в научных публикациях (Нетрусов, 2005; Aliyat et. al., 2020).

2.2. Растения как объекты исследования

В лабораторных опытах для оценки фитостимулирующих свойств микробных суспензий использовали горчицу белую (*Sinapis alba* L.), пшеницу яровую (*Triticum aestivum* L.), клевер паннонский (*Trifolium pannonicum* Jacq.). В условиях мелкоделяночного опыта исследовали действие микробиологических инокулянтов на растения яровой пшеницы и клевера паннонского. Яровая мягкая пшеница (рис. 2) представлена сортом Баженка селекции ФГБНУ ФАНЦ Северо-Востока. Авторы: Ведерников Ю.Е., Коряковцева Л.А., Волкова Л.В., Харина А.В. (Коряковцева и др., 2012). Клевер паннонский (рис. 2) представлен сортом Снежок, включённым в Государственный реестр селекционных достижений Российской Федерации с 2018 г. Авторы: Грипась М.Н., Арзамасова Е.Г., Попова Е.В. Оригинатор: ФГБНУ ФАНЦ Северо-Востока (Грипась и др., 2018).



Рисунок 2. Пшеница сорта Баженка в фазе молочной спелости, июль, 2022 г.

2.3. Определение антагонистической активности грибов рода *Trichoderma*

Для первичного скрининга антагонистической активности триходермы в качестве тест-культуры использовали *F. culmorum* P/з-16, видовая принадлежность которого подтверждена при помощи анализа последовательностей ITS1-генов 5.8S рРНК-ITS2 в ООО «Синтол» (г. Москва) (прил. 5). Для исследования применяли метод диффузии в агар, а также метод встречных культур.

Метод диффузии в агар. С целью получения посевной культуры фитопатогена производили смыв конидий с 7-дневного газона тест-культуры с плотной питательной среды в чашке Петри. Суспендированные в 40 мл стерильной воды споры патогена до титра порядка 10^6 кон./мл перенесли в 500 мл расплавленной и охлажденной до 40–45 °С среды Чапека и разлили заражённую среду в чашки Петри. После розлива в чашки тест-культуру инкубировали при температуре 24 ± 1 °С в течение 2 сут. до начала равномерного мицелиального роста фузариума в агаровой пластинке.

Затем агаровые блоки диаметром 9 мм, вырезанные пробочным сверлом с краёв колоний *Trichoderma* spp., помещали в чашки Петри с образовавшимся газом *F. culmorum* (в 3-х повторностях). Инкубировали в темноте при $24\pm 1^\circ\text{C}$. Спустя 2 сут. с момента раскладывания агаровых блоков измеряли зоны лизиса тест-культур.

Метод встречных культур. Посев грибов осуществляли одновременно методом укола в плотную среду Чапека в чашки Петри в трёх повторностях (Егоров, 1976). После одновременного посева культивировали микромицеты при $24\pm 1^\circ\text{C}$ в течение 2-х недель и производили качественную оценку характера взаимодействия триходермы и фузариума: на основании способности штаммов *Trichoderma* spp. к сдерживанию мицелиального роста фитопатогена и проявлению в отношении него антифунгальных свойств производили отбор наиболее перспективных антагонистов.

Во второй серии опытов исследовали антифунгальные свойства 2-х штаммов микромицетов, ранее проявивших активность против *Fusarium culmorum* P/3-16. *Trichoderma* sp. К-02Т был выделен со спорокарпа трутовика (Дендрологический парк лесоводов Кировской области, ноябрь, 2021 г.), а *Trichoderma* sp. К-01П является изолятом, который выделен из образца дерново-подзолистой почвы (г. Киров, берег р. Мостовицы, мкр. «Чистые пруды», октябрь, 2021 г.). В качестве тест-культур выступали 10 штаммов фитопатогенов, описанных в разделе 2.1. После посева методом встречных культур инкубировали чашки Петри 14 сут. при $22\pm 1^\circ\text{C}$. Путём измерения радиуса колоний вдоль линии диаметра чашки Петри количественно оценивали процесс роста тест-культур микромицетов.

По прошествии 7 и 14 сут. определяли степень угнетения тест-культур в присутствии штаммов-антагонистов по шкале, описанной Д.В. Войткой с соавторами: А – сильное угнетение, В – слабое угнетение, С – нет угнетения, D – колония патогена полностью покрыта штаммом-антагонистом. Цифрой «1» обозначали нарастание антагониста на колонию микромицета без признаков конидиогенеза *Trichoderma* sp., «2» – образование участков конидиогенеза

Trichoderma sp., «3» – конидии *Trichoderma* sp. полностью покрывают колонию тест-культуры, «4» – образование стерильной зоны. Потенциал грибов р. *Trichoderma* к гиперпаразитизму определяли спустя 14 дней после посева по шкале, учитывающей процент площади колонии тест-культуры, покрытый колонией *Trichoderma* sp.: «–» – нарастание отсутствует, «+» – до 25 %, «++» – 25–50 %, «+++» – 50–75 %, «++++» – более 75 % (Войтка и др., 2019).

Определяли способность тест-культур микромицетов продолжать линейный рост после контакта с колониями *Trichoderma* spp., нарастая на них.

Степень подавления линейного роста фитопатогенов определяли по формуле (2) (Spada et. al., 2020):

$$I = \frac{X - Y}{X} \cdot 100,$$

где I – степень ингибирования, %; X – радиус колонии микромицета в контроле, мм; Y – радиус колонии микромицета при встречном росте *Trichoderma* sp., мм.

2.4. Определение биосовместимости штаммов *T. atroviride* и diaзотрофов

Установление типа взаимоотношений грибов рода *Trichoderma* с потенциальными бактериями-партнёрами осуществили на картофельно-глюкозном агаре с использованием методов штрихов, диффузии в агар (Егоров, 1976). Культивировали при температуре 22 ± 1 °С. При использовании метода диффузии в агар для оценки взаимодействия гетеротрофных бактерий и триходермы с ЦБ *F. muscicola*, производили глубинный посев *R. leguminosarum* и *A. chroococcum* (титром $2 \cdot 10^8$ кл./мл) и *Trichoderma* sp. (титром $2 \cdot 10^6$ кон./мл) и на застывшую агаровую пластинку раскладывали биоплёнки месячной водной культуры *F. muscicola* диаметром около 10 мм. Для исследования характера взаимодействия *R. leguminosarum* и *A. chroococcum* бактерии высевали перпендикулярными штрихами. Для изучения совместимости *Trichoderma* sp. с гетеротрофными азотфиксаторами посев микромицета производили уколом в

центр агаровой пластинки, а бактерии высевали штрихами на расстоянии около 3 см от центра чашки Петри.

2.5. Оценка фитостимулирующих свойств микробных инокулянтов (лабораторные опыты)

Фитостимулирующие свойства инокулянтов оценивали методом культуры на чашках Петри. Семена инокулировали суспензиями штаммов как в монокультурах, так и в виде микробных комплексов.

Варианты опыта для пшеницы и горчицы: 1 – контроль, 2 – *T. atroviride*, 3 – *F. muscicola*, 4 – *A. chroococcum*, 5 – *T. atroviride* + *A. chroococcum*, 6 – *A. chroococcum* + *F. muscicola*, 7 – *T. atroviride* + *F. muscicola*, 8 – *T. atroviride* + *A. chroococcum* + *F. muscicola*.

Варианты опыта для инокуляции клевера: 1 – контроль, 2 – *T. atroviride*, 3 – *F. muscicola*, 4 – *A. chroococcum*, 5 – *R. leguminosarum*, 6 – *T. atroviride* + *A. chroococcum*, 7 – *A. chroococcum* + *F. muscicola*, 8 – *T. atroviride* + *F. muscicola*, 9 – *T. atroviride* + *R. leguminosarum*, 10 – *R. leguminosarum* + *A. chroococcum*; 11 – *R. leguminosarum* + *F. muscicola*, 12 – *T. atroviride* + *A. chroococcum* + *F. muscicola*, 13 – *T. atroviride* + *A. chroococcum* + *R. leguminosarum*, 14 – *R. leguminosarum* + *A. chroococcum* + *F. muscicola*, 15 – *T. atroviride* + *R. leguminosarum* + *F. muscicola*, 16 – *T. atroviride* + *A. chroococcum* + *F. muscicola* + *R. leguminosarum*.

Влияние микробных монокультур и комплексов в лабораторных условиях устанавливали методом влажных камер (Стариков, Домрачева и др., 2025). Перед инокуляцией семена клевера паннонского дополнительно скарифицировали механическим способом при помощи наждачной бумаги Р1000. Непосредственно перед посевом семена культур в течение 0,5 часа выдерживали в суспензиях микроорганизмов. Титр *T. atroviride* составлял $1,5 \cdot 10^7$ кон./мл, *A. chroococcum* и *R. leguminosarum* – $5 \cdot 10^8$ кл./мл, *F. muscicola* – $1 \cdot 10^7$ кл./мл. В вариантах с инокуляцией микробными комплексами смешивали суспензии монокультур штаммов в одинаковых объёмных соотношениях. В контрольном варианте семена выдерживали в дистиллированной воде. На смоченные артезианской водой до полной влагоёмкости бумажные фильтры раскладывали семена по 20 шт на чашку

Петри в трёхкратной повторности. В каждой чашке Петри фильтровальные диски дополнительно увлажняли артезианской водой, которую добавляли в количестве 60% от массы 20 семян. Чашки инкубировали 6 сут. в отсутствии света при 22 ± 1 °С, после чего при снятии опыта определяли всхожесть, длину корней и побега. Индекс роста определяли по формуле (3) (Abdul-Baki, Anderson, 1973):

$$I = (R + P) \cdot D,$$

где I – индекс роста; R и P – показатели длины (мм) корня (R) и побега (P), мм; D – всхожесть, %.

2.6. Оценка ауксинпродуцирующей способности *T. atroviride*

Для оценки способности *T. atroviride* К-01П к синтезу индолил-3-уксусной кислоты (ИУК) культивировали штамм в колбах в стационарном режиме на среде Чапека с 5 мМ триптофана (объём жидкой среды 100 мл) в темноте при 22 ± 1 °С в трёхкратной повторности. Исходный титр микромицета в культуральной жидкости (КЖ) составлял 10^5 кон./мл. По прошествии 3, 7, 11 и 15 сут. культивирования определяли концентрацию ИУК в КЖ по (Мерзаева, Широких, 2010), а также абсолютно сухую биомассу микромицета.

2.7. Определение ферментативной активности монокультуры *T. atroviride* и его комплекса с *A. chroococcum*

В рамках изучения других агрономически ценных свойств штаммов-антагонистов оценивали целлюлозоразлагающую активность монокультур изолятов микромицетов *T. koningii* К-02Т, *T. atroviride* К-01П в сравнении с некоторыми другими штаммами *Trichoderma* spp. в составе рабочей коллекции. Для анализа ферментативной активности использовали 2 метода: тестирование с Конго красным и качественный метод определения роста грибов на фильтровальной бумаге.

Метод тестирования с Конго красным. Посев микромицетов в 3-х повторностях проводили единичным уколом одинакового количества инокулюма в центр агаровой пластинки на чашке Петри. Культивирование проводили 4 сут. при температуре 23 ± 1 °С на плотной среде Гетчинсона с добавлением 1%

карбоксиметилцеллюлозы (КМЦ) в качестве источника углерода. Далее поверхность чашек с развившимися колониями заливали 0,1%-ным водным раствором Конго красного и выдерживали 15 минут. Затем раствор красителя удаляли и добавляли в чашки 1М раствор NaCl, инкубируя 10 минут (Вырасткова, Широких, 2016). Измеряли диаметр колонии и диаметр зоны просветления. Коэффициент КМЦ-целлюлазной активности вычисляли по формуле (4):

$$A = \frac{D_{п}}{D_{м}}$$

где A – КМЦ-целлюлазная активность штамма; $D_{п}$ – диаметр зоны просветления, мм; $D_{м}$ – диаметр зоны мицелиального роста, мм.

Качественный метод определения роста микромицетов на фильтровальной бумаге. Посев микромицетов в 3-х повторностях проводили на полоски фильтровальной бумаги, которые погружены одним концом в 3 мл жидкой среды Чапека без сахара в пробирках. Количество инокулюма каждого штамма – $3 \cdot 10^6$ кон./мл. Инкубировали при температуре $23 \pm 1^\circ\text{C}$. Спустя 10 сут. с момента закладывания опыта визуально оценивали степень деградации субстрата по 5-балльной шкале: 0 – полное отсутствие роста гриба, 1–2 балла (+, ++) – слабый рост мицелия; 3–4 балла (+++, +++) – наличие обильного, хорошо развитого мицелия, обволакивающего целлюлозный субстрат, деградация субстрата) (Билай, 1976).

Исследование разложения целлюлозных фильтров. В опыте монокультуру *T. atroviride* К-01П, а также его комплекс с *A. chroococcum* выращивали на среде Гетчинсона с рН $5,0 \pm 0,1$ (с азотом и без источника азота) в течение 21 дня при температуре $23 \pm 1^\circ\text{C}$. В колбы разлили по 100 мл питательной среды. В качестве целлюлозосодержащего материала вносили складчатые бумажные фильтры известной массы конусом кверху, высота фильтра составляла 2/3 высоты колбы. Инокулянтами служили водные суспензии *T. atroviride* (титр $4 \cdot 10^7$ кон./мл) и *A. chroococcum* ($5 \cdot 10^9$ кл./мл) по 1 мл на 100 мл среды.

Варианты опыта: 1 – контроль – стерильная среда с NaNO_3 ; 2 – контроль – стерильная среда без NaNO_3 ; 3 – *T. atroviride* (среда с NaNO_3); 4 – *T. atroviride*

(среда без NaNO_3); 5 – *T. atroviride* + *A. chroococcum* (среда с NaNO_3); 6 – *T. atroviride* + *A. chroococcum* (среда без NaNO_3).

По окончании культивирования извлекали бумажные фильтры, затем высушивали их при температуре 105°C до полного удаления влаги и в охлаждённом состоянии взвешивали на аналитических весах с точностью до 0,001 г.

Уровень деструкционной способности определяли по формуле (5):

$$Da = \left(1 - \frac{M_{\text{кон}}}{M_{\text{нач}}}\right) \cdot 100,$$

где D_a – степень деструкции фильтра, %; $M_{\text{кон}}$ – конечная масса фильтра, г; $M_{\text{нач}}$ – начальная масса фильтра, г.

Исследование фосфатсолюбилизирующей активности. Для оценки фосфатмобилизирующей активности *T. atroviride* и его комплекса с *A. chroococcum* в колбы разлили по 100 мл среды NBRIP (с азотом и без азота), pH $7,6 \pm 0,1$. Культивировали в течение 11 сут. при температуре $22 \pm 1^\circ\text{C}$, после чего измеряли pH, определяли концентрацию белка по методу Лоури (Waterborg, 2009). Концентрацию монофосфат-ионов в культуральной жидкости оценивали по РД 52.24.382-2006 «Массовая концентрация фосфатов и полифосфатов в водах. Методика выполнения измерений фотометрическим методом».

2.8. Сравнительная оценка питательных сред для культивирования микромицетов рода *Trichoderma*

2.8.1. Оценка пригодности сред для культивирования грибов

На первом этапе исследования оценивали различные питательные субстраты в аспекте их пригодности для выращивания штаммов триходермы из рабочей коллекции. Объектами исследования являлись 3 изолята р. *Trichoderma*. *Trichoderma* sp. К-01Т изолирован с плодового тела трутового гриба, отобранного в дендрологическом парке г. Кирова. Источником *Trichoderma* sp. К-01D служил образец коры *Betula pendula* с территории Оричевского района Кировской области. В качестве эталона сравнения использовали *T. lignorum* Т13-82 (Авторское свидетельство, 1992).

Экспериментальное исследование эффективности агаровых сред для выращивания представителей рода *Trichoderma*, включало культивирование микромицетов на картофельном, картофельно-сахарозном агаре, на среде Чапека, на агаризованном отваре гороха, а также на среде, основой которой являлся отвар *Fomitopsis pinicola* (Приложение 1). Посев микромицетов проводили методом внесения одинакового количества инокулюма уколом в центр агаровой пластинки в 3-х повторностях. Культивировали при $23 \pm 1^\circ\text{C}$ и через определённые интервалы времени измеряли диаметры колоний *Trichoderma* spp. Фиксировали такие показатели, как скорость линейного роста по диаметру (мм/сут), время начала конидиогенеза, а также качественно оценивали выход конидий (Стариков, Домрачева, Скугорева, 2022).

Скорость роста микромицета определяли по изменению диаметра колонии согласно формуле (6):

$$V = \frac{D2 - D1}{\Delta T} \cdot 24,$$

где V – скорость роста колонии микромицета, мм/сут; $D1$ и $D2$ – диаметры при 1-м (21 ч с момента посева) и 2-м измерении (92 ч с момента посева), мм; ΔT – время между двумя замерами, ч.

2.8.2. Оптимизация условий культивирования штамма-антагониста фитопатогенов *Trichoderma atroviride*

Сравнивали показатели линейной скорости роста культуры штамма *T. atroviride* К-01П на картофельно-глюкозном агаре (КГА) и агаризованной среде Чапека в зависимости от кислотности среды. Скорость роста вычисляли по формуле (6) (см. раздел 2.8.1), а также визуально оценивали интенсивность спороношения. Культивировали при $22 \pm 1^\circ\text{C}$.

Во второй серии опытов культивировали микромицет на агаризованных средах различного состава с рН 5,5 (Чапека, КГА, бобовый агар). Посев исследуемого штамма проводили методом внесения одинакового количества инокулюма уколом в центр агаровой пластинки в 3-х повторностях. Культивировали при температуре $24 \pm 1^\circ\text{C}$ и через определённые интервалы

времени измеряли диаметры колоний. Фиксировали такие показатели, как скорость линейного роста по диаметру (мм/сут), время начала конидиогенеза.

По прошествии 10 сут. с момента посева культуры микромицета количественно оценивали выход конидий с единицы площади поверхности агаровой среды. Для этого суспендировали в дистиллированной воде конидии с поверхности агара, после чего подсчитывали споры *Trichoderma* sp. в камере Горяева согласно формуле (1) (см. раздел 2.1.).

Продуктивность конидиогеназа за 10 сут. культивирования штамма определяли по формуле (7):

$$Y = \frac{M \cdot V_B}{S},$$

где Y – число конидий на единице поверхности агаровой среды, $(\text{см}^2)^{-1}$; M – количество клеток в единице объёма, определённое с помощью камеры Горяева, мл^{-1} ; V_B – объём суспензии, полученной после смыва конидий с чашки Петри, мл ; S – площадь поверхности агаровой пластинки, см^2 .

2.9. Изучение биоконтрольных свойств комплексов *Trichoderma atroviride* и diaзотрофов (лабораторные опыты)

Для проведения исследований использовали среднесуглинистую дерново-подзолистую почву, которую отбирали в фитопитомнике ФГБНУ «Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока им. Н.В. Рудницкого», г. Киров (58°56.8080' N, 49°67.6426' E) из пахотного горизонта с глубины 0–20 см. По данным агрохимического анализа, почва содержит 1,85 % органического вещества (гумуса); обменного калия (K_2O) – 260 мг/кг; подвижного фосфора (P_2O_5) – 280 мг/кг; нитратного азота (NO_3^-) – 5,4 мг/кг; рН водной вытяжки – 6,2; рН солевой вытяжки 5,0. Агрохимический анализ проводили на базе Кировского филиала ФГБУ «РосАгрохимслужба».

Отобранную почву освобождали от растительных остатков, высушивали, просеивали через сито с диаметром отверстий 3 мм, после чего растирали в ступке. После этого навески почвы в воздушно-сухом состоянии (70 ± 1) г помещали в чашки Петри и стерилизовали в автоклаве (режим стерилизации 121 °С, 60 минут). Затем

стерильную почву искусственно заражали конидиями *F. culmorum* P/3-16 и инокулировали суспензиями *T. atroviride* K-01П, *A. chroococcum* РП-22, *F. muscicola* 300 и их сочетаниями. Воздушно сухую почву опытных вариантов увлажняли до 60 % полной влагоёмкости путём внесения по 27 мл микробных суспензий, содержащих исследуемые штаммы в виде монокультур и их комплексов (табл. 1).

Таблица 1. Схема модельного опыта

Вариант	Количество клеток (КОЕ*) в почве в начале опыта			
	клеток/(г почвы**)			КОЕ/(г почвы)
	<i>F. culmorum</i>	<i>T. atroviride</i>	<i>F. muscicola</i>	<i>A. chroococcum</i>
Контроль	–	–	–	–
<i>F. culmorum</i>	$7,2 \cdot 10^4$	–	–	–
<i>F. culmorum</i> + <i>F. muscicola</i>	$7,2 \cdot 10^4$	–	$7,2 \cdot 10^4$	–
<i>F. culmorum</i> + <i>A. chroococcum</i>	$7,2 \cdot 10^4$	–	–	$7,2 \cdot 10^6$
<i>F. culmorum</i> + <i>T. atroviride</i>	$7,2 \cdot 10^4$	$7,2 \cdot 10^4$	–	–
<i>F. culmorum</i> + <i>A. chroococcum</i> + <i>T. atroviride</i>	$7,2 \cdot 10^4$	$3,6 \cdot 10^4$	–	$3,6 \cdot 10^6$
<i>F. culmorum</i> + <i>T. atroviride</i> + <i>F. muscicola</i>	$7,2 \cdot 10^4$	$3,6 \cdot 10^4$	$3,6 \cdot 10^4$	–
<i>F. culmorum</i> + <i>A. chroococcum</i> + <i>F. muscicola</i>	$7,2 \cdot 10^4$	–	$3,6 \cdot 10^4$	$3,6 \cdot 10^6$
<i>F. culmorum</i> + <i>A. chroococcum</i> + <i>T. atroviride</i> + <i>F. muscicola</i>	$7,2 \cdot 10^4$	$2,4 \cdot 10^4$	$2,4 \cdot 10^4$	$2,4 \cdot 10^6$

Примечания: *КОЕ – колониобразующая единица; **значения количества клеток (КОЕ) приведены для почвы с влажностью 60% от полной влагоёмкости

В контроле влажность почвы обеспечивали добавлением стерильной дистиллированной воды.

При проведении опыта чашки Петри экспонировали при температуре $23 \pm 1^\circ\text{C}$ и фотопериоде 12/12 (освещенность 5000 лк). Влажность почвы на уровне 55–65 % от полной влагоёмкости контролировали на протяжении опыта путём периодического взвешивания чашек Петри, заполненных почвой, и увлажнения почвы стерильной дистиллированной водой. После появления визуально заметных массовых разрастаний биоплёнок в вариантах с внесением ЦБ (через 45 сут. с момента инокуляции почвы) на поверхность почвы высевали семена яровой пшеницы сорта Баженка по 20 штук на чашку и проращивали 7 сут. в тех же условиях освещённости и температуры. Далее определяли всхожесть, степень

развития болезни проростков по потемнению поверхности стебля на уровне корневой шейки (%) по методике (Григорьев, 1976), измеряли длину надземной части и сухую массу побегов.

2.10. Исследование влияния инокуляции семян пшеницы на биологическую активность ризосферной почвы и биохимические показатели растений

Дерново-подзолистую почву (см. раздел 2.9) просеивали через сито 3 мм, предварительно удалив из нее остатки корней. После этого навески почвы (1600 ± 10) г помещали в пластиковые вегетационные сосуды объемом 2 дм³. Семена мягкой яровой пшеницы сорта Баженка инокулировали суспензиями микроорганизмов *Trichoderma atroviride* К-01П, *Azotobacter chroococcum* РП-22, *Fischerella muscicola* 300 и их сочетаниями.

Титр *T. atroviride* составлял $5,5 \cdot 10^7$ конидий/мл, *A. chroococcum* – $1 \cdot 10^9$ кл./мл, *F. muscicola* – $1,5 \cdot 10^7$ кл./мл. Контролем служило замачивание семян в стерильной водопроводной воде (время экспозиции 0,5 часа). Для сопоставления активности микробиологических и химических препаратов семена обрабатывали протравителем «Максим» по инструкции. Повторность четырёхкратная. Варианты: 1 – контроль; 2 – фунгицид «Максим»; 3 – *T. atroviride* К-01П; 4. – *T. atroviride* К-01П + *F. muscicola* 300; 5 – *T. atroviride* К-01П + *A. chroococcum* РП-22; 6 – *T. atroviride* К-01П + *A. chroococcum* РП-22 + *F. muscicola* 300. В вариантах № 4–6 смешивали суспензии исследуемых штаммов в равных объемных соотношениях.

Семена высевали на глубину 2 см. Влажность почвы в течение опыта составляла 60% от полной влагоёмкости, температура 22 ± 2 °С; фотопериод 18/6, освещённость 8000 лк, цветовая температура 6500 К (холодный голубоватый свет, близкий к естественному дневному освещению). Вегетация с момента посева длилась в течение 30 сут. (до полного развития 3-х листьев). Густота стояния растений соответствовала плотности посева 500 шт./м². Влажность почвы контролировали путем периодического взвешивания сосудов и полива почвы водопроводной водой.

Определение азотфиксирующей активности проводили ацетиленовым методом согласно (Степанов, Лысак, 2002), основанном на способности нитрогеназы бактерий-азотфиксаторов восстанавливать ацетилен C_2H_2 до этилена C_2H_4 . Эмиссию углекислого газа определяли согласно (Степанов, Лысак, 2002). Определение функционального разнообразия микроорганизмов методом мультисубстратного тестирования (МСТ) проводили в соответствии с ФР.1.37.2010.08619; ПНД ФТ 16.1.17-10 «Методика выполнения измерений интенсивности потребления тест-субстратов микробными сообществами почв и почвоподобных объектов фотометрическим методом». Данный метод основан на анализе потребления изучаемым микробным сообществом 47 органических соединений различных номинальных групп. Проведен кластерный анализ (Евклид—Вард) для данных МСТ.

Определение фотосинтетических пигментов в листьях пшеницы проводили согласно (Шлык, 1971; Маслова и др., 1986; Зыкова и др., 2023). Для анализа отбирали высечки 3-го листа. Хлорофилл *a*, *b* и каротиноиды детектировали фотометрически при соответствующих длинах волн (662, 644 и 470 нм). Для оценки интенсивности перекисного окисления липидов (ПОЛ) определяли концентрацию в листьях пшеницы малонового диальдегида (МДА) по методике (Лукаткин, Голованова, 1988).

2.11. Определение полевой эффективности *T. atroviride*, *F. muscicola* и их комплекса

Закладку мелкоделяночных опытов на культуре мягкой пшеницы проводили на территории фитопитомника ФГБНУ «ФАНЦ Северо-Востока» в соответствии с общепринятыми методиками (Доспехов, 1985).

Возделывание яровой мягкой пшеницы проводили на поле, которое в течение года находилось под чистым паром. На опытных участках возделывания пшеницы почва дерново-подзолистая, среднесуглинистая, с 2,43–2,56% гумуса; диапазоном концентрации K_2O – 232–304 мг/кг, P_2O_5 – 334–349 мг/кг; pH_{KCl} 5,0–5,4.

Для предпосевной инокуляции в двухгодичном опыте использовали 3 микроорганизма, как в виде монокультур, так и в виде комплексов, а именно *T. atroviride* К-01П, *F. muscicola* 300 и фитопатоген *F. culmorum* Р-з/16.

Опыт проводили в четырёхкратной повторности, деланки площадью 1 м² располагали рандомизированным способом, семена высевали вручную 06.05.2022 г. и 18.04.2023 г. из расчёта 20 г/м² по схеме: 1 – без обработки семян (контроль); 2–9 – обработка семян: 2 – *T. atroviride*; 3 – *F. muscicola*; 4 – *F. culmorum* (искусственный инфекционный фон); 5 – *T. atroviride* + *F. muscicola*; 6 – *T. atroviride* + *F. culmorum* (искусственный инфекционный фон); 7 – *F. muscicola* + *F. culmorum* (искусственный инфекционный фон); 8 – *T. atroviride* + *F. muscicola* + *F. culmorum* (искусственный инфекционный фон); 9 – препарат Максим, КС (концентрат суспензии), содержащий 25 г/л флудиоксонила).

Инкубировали семена в течение 30 минут в микробных суспензиях: *F. muscicola* ($1,2 \pm 0,2 \cdot 10^7$ кл./мл), *T. atroviride* ($7,2 \pm 1,0 \cdot 10^7$ кон./мл), *F. culmorum* ($8,9 \pm 0,3 \cdot 10^5$ макрокон./мл). В варианте № 5 семена пшеницы инокулировали композицией суспензий *T. atroviride* и *F. muscicola*, смешанных в равном объёмном соотношении. В вариантах № 6–8 семена первоначально инокулировали суспензиями *T. atroviride* и *F. muscicola*, затем после подсушивания на воздухе проводили их заражение конидиями *F. culmorum*.

В оба года мелкоделяночных опытов в фазу полной спелости производили оценку развития корневых гнилей по общепринятой методике и 4-балльной шкале (Григорьев, 1976). Экспериментальные данные, полученные для вариантов с микробной инокуляцией семян, сравнивали с контролем (без инокуляции) и действием химического фунгицида.

Потенциальное влияние погодных условий на растительно-микробные взаимодействия в ризосфере пшеницы оценивали с использованием показателя гидротермического коэффициента (ГТК) по Г. Т. Селянинову (Чирков, 1986), определяя его величину по формуле (8):

$$\text{ГТК} = Zr / 0,1 Zt,$$

где ГТК – гидротермический коэффициент; *Zr* – сумма осадков за

вегетационный период, мм; Zt – сумма активных температур за тот же период.

По значению ГТК определяли тип увлажнения: менее 0,4 – сухой; 0,4–0,7 – очень засушливый; 0,7–1,0 – засушливый; 1,0–1,3 – недостаточное увлажнение; 1,3–1,6 – нормальное увлажнение; более 1,6 – избыточное увлажнение.

Информация о климатических особенностях региона была получена из интернет-источников Агриэн и Климатический монитор – мониторинг погоды в России и СНГ (<http://www.agrien.ru/reg/кировская.html>, 2024; <http://www.pogodaiklimat.ru/history/27199.html>, 2024).

2.12. Изучение специфики аборигенных микробных комплексов под посевами пшеницы

2.12.1. Характеристика и описание фототрофных наземных микробных комплексов

Исследование проводили после сбора урожая второго года мелкоделяночных опытов с пшеницей. Отбор образцов почвы с признаками «цветения» (которые визуально наблюдались лишь в 2023 г.) проводили в день уборки урожая пшеницы 9 августа 2023 г. Почву подсушили при температуре 23°C до полного высыхания и заложили на хранение в бумажных пакетах до проведения альго-цианобактериального анализа, который проводили весной 2024 г., когда наблюдается период максимально интенсивной вегетации фототрофов.

Исследование видового состава альгоцианофлоры проводили методами водных и чашечных культур. Образцы «цветущей» почвы по возможности в интактном состоянии (массой по 60 г) раскладывали в стерильные чашки Петри, увлажняли до 60% от полной влагоёмкости и на поверхность биоплёнки раскладывали покровные стёкла в количестве 4-х штук на чашку. Для приготовления водных культур использовали питательную среду Тамия. Чашки и колбы с культурами инкубировались при искусственном освещении люминесцентными лампами и естественном освещении. Культуры просматривали многократно за период их развития, начиная с 1–2 недель культивирования до 4-месячного возраста. Идентификацию видов проводили с использованием

отечественных и зарубежных определителей (Голлербах, Штина, 1969; Вассер и др, 1989). Количественный учёт водорослей и ЦБ провели после последней серии определения видового состава методом прямого счёта на мазках под микроскопом (Домрачева, 2005).

Коэффициент Жаккара, который показывает сходство доминирующих видов в плёнках «цветения», определяли по формуле (9) (Шмидт, 1980):

$$Kj = \frac{C}{D} \cdot 100,$$

где D – сумма видов первой и второй флоры, C – число видов, общих для сравниваемых флор.

Пределы Kj варьируют в диапазоне от 0 до 100. При $Kj = 100$ делается вывод о полном соответствии сравниваемых флор.

2.12.2. Исследование влияния предпосевной инокуляции семян пшеницы на развитие аборигенной микробиоты в прикорневой почве

После уборки урожая пшеницы в полевом опыте (2022–2023 гг.) выкопали корни растений, отобрали прикорневую почву с глубины 0–5 см, после чего подсушивали почву на воздухе при температуре 23 °С до воздушно-сухого состояния. Для количественного учёта микробиоты применяли метод разведения с посевом на агаризованные среды: на среду ГРМ-агар, обеспечивающую рост бактерий-аммонификаторов, и на среду Чапека для селективного роста микромицетов.

2.13. Определение токсичности инокулянтов на основе *T. atroviride* и *F. muscicola*

Для оценки экологической безопасности метаболитов штаммов-антагонистов вырастили 10-суточную жидкую культуру *T. atroviride* К-01П (титр – $1,5 \cdot 10^7$ конидий/мл; сухая биомасса $3,24 \pm 0,31$ мг/мл) на среде Чапека и 3-месячную культуру *F. muscicola* 300 (титр – $2,0 \cdot 10^7$ кл./мл) на среде Громова №6 без источника азота. Штаммы культивировали при температуре 24 ± 1 °С (*T. atroviride* – в темноте, *F. muscicola* – при фотопериоде 12/12, 5000 лк), после чего подвергали культуры фильтрации через фильтровальную бумагу.

Экотоксикологическую оценку фильтратов проводили по интенсивности биолюминесценции бактериального препарата Эколюм на основе *Escherichia coli* за 30 мин экспозиции согласно (Методика, 2010), а также по смертности *Daphnia magna* за 96 ч (Кузнецова, Гончарова, 2022).

Глава 3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЯ²

Выделенные из различных природных местообитаний г. Кирова и его окрестностей 26 штаммов *Trichoderma* spp. испытывались *in vitro* на антифунгальную активность, по результатам данного теста для дальнейших испытаний отобрали один наиболее эффективный штамм-антагонист, принадлежащий к виду *T. atroviride*. Исследовали фиторегуляторные, ферментативные, биоконтрольные свойства данного изолята как в монокультуре, так и в комплексе с азотфиксаторами. Изучили ауксинпродуцирующую активность *T. atroviride* К-01П, а также подобрали оптимальные параметры твердофазного культивирования этого штамма на агаризованных питательных средах.

В последующей серии деляночных опытов исследовали влияние микробной инокуляции семян пшеницы монокультурами микромицета *T. atroviride* и цианобактерии (ЦБ) *F. muscicola*, а также их комплексом на биологическую урожайность и фитосанитарное состояние посевов. Определяли влияние микробной инокуляции на развитие аборигенной микробиоты под посевами, а также провели эколого-токсикологическую оценку метаболитов *T. atroviride* и *F. muscicola*.

² Основные результаты, изложенные в данной главе, опубликованы в следующих научных статьях автора в изданиях, рекомендованных для защиты в диссертационном совете МГУ имени М.В.Ломоносова по специальностям и отрасли наук:

1. Стариков П.А., Домрачева Л.И., Скугорева С.Г. Сравнительная оценка питательных сред для культивирования микромицетов рода *Trichoderma* // Теоретическая и прикладная экология. – 2022. – № 1. – С. 44–49. EDN: INQMFI (Импакт-фактор 0,5 (JIF)). Вклад автора в печатных листах: (0,50/0,40) (Здесь и далее в скобках приведён объём публикаций в печатных листах и вклад автора в печатных листах).

2. Шешегова Т.К., Щеклеина Л.М., Стариков П.А. Влияние микробной инокуляции семян на биоконтроль корневых гнилей, биометрию растений и урожайность яровой пшеницы // Таврический вестник аграрной науки. – 2024. – Т. 37, № 1. — С. 187–197. EDN: VRNNTW (Импакт-фактор 0,712 (РИНЦ)). (0,69/0,35)

3. Кондакова Л.В., Стариков П.А., Домрачева Л.И. Специфика фототрофных наземных микробных комплексов в посевах пшеницы // Теоретическая и прикладная экология. – 2024. – № 3. – С. 115–122. EDN: FRYDAM (Импакт-фактор 0,5 (JIF)). (0,50/0,25)

4. Стариков П.А., Домрачева Л.И., Фокина А.И., Олькова А.С., Ахмедов Г.Р., Степанов П.Д., Киреева А.Р. Возможные пути применения консортивных связей нового штамма *Trichoderma atroviride* с азотфиксаторами в агробиотехнологии // Теоретическая и прикладная экология. – 2025. – № 1. – С. 140–150. EDN: EMHJNO (Импакт-фактор 0,5 (JIF)). (0,88/0,70)

5. Стариков П.А., Костина Н.В., Домрачева Л.И., Фокина А.И., Горленко М.В., Киреева А.Р. Влияние микробной инокуляции семян пшеницы на биологическую активность ризосферной почвы и биохимические показатели растений // Проблемы агрохимии и экологии. – 2025. – № 3. – С. 11–16. EDN: PBIRSO (Импакт-фактор 0,339 (РИНЦ)). (0,38/0,30)

6. Стариков П.А., Олькова А.С., Шешегова Т.К., Щеклеина Л.М., Степанов П.Д. Изучение биоконтрольных свойств комплексов микромицета *Trichoderma atroviride* и диазотрофов, оценка их экологической безопасности // Аграрная наука Евро-Северо-Востока. – 2025. – Т. 26, № 6. – С. 1309–1319. EDN: MDTHGL (Импакт-фактор 1,229 (РИНЦ)). (0,69/0,60)

3.1. Антифунгальные свойства природных штаммов *Trichoderma* spp.

Среди всех исследованных штаммов *Trichoderma* spp. лишь один, а именно *T. koningii* К-02Т показал способность к растворению грибницы фузариума. Культура данного изолята на агаровых блоках вызывала образование зоны лизиса на газоне *Fusarium culmorum* P/з-16 диаметром 13 ± 1 мм (рис. 3). Предположительно, такое явление связано с продукцией литических ферментов данным микромицетом. При этом остальные штаммы *Trichoderma* spp. в опыте не продемонстрировали видимого антагонизма по отношению к *F. culmorum* при исследовании межорганизменных взаимодействий данным методом (Стариков, Домрачева и др., 2025).

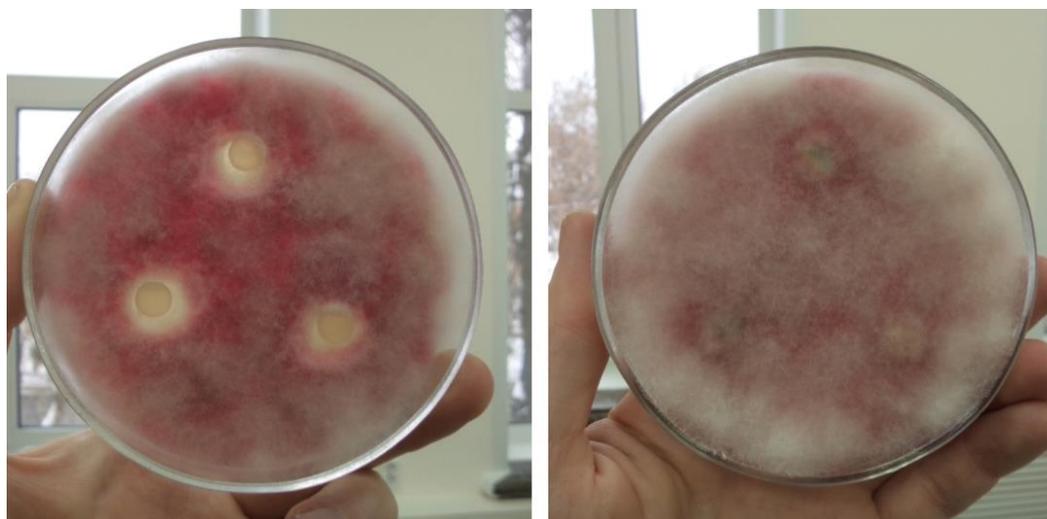


Рисунок 3. Результаты исследования антифузариозной активности *Trichoderma* spp. методом диффузии в агар (агаровых блоков): слева – *T. koningii* К-02Т, справа – *Trichoderma* sp. КГ54-43 без антагонистических свойств

Наиболее выраженную активность в отношении *F. culmorum* P/з-16 при оценке методом встречных культур проявил почвенный штамм *T. atroviride* К-01П. Характер антифунгального действия данного изолята свидетельствует, предположительно, о контактном механизме антагонистической активности *T. atroviride* К-01П (рис. 4). Изолят *T. koningii* К-02Т в гораздо меньшей степени формировал очаги роста на колонии *F. culmorum*, но так же, как и *T. atroviride* К-01П, после сближения с фузариумом на агаровой пластике останавливал радиальный рост тест-культуры фитопатогена (Стариков, Домрачева и др., 2025).

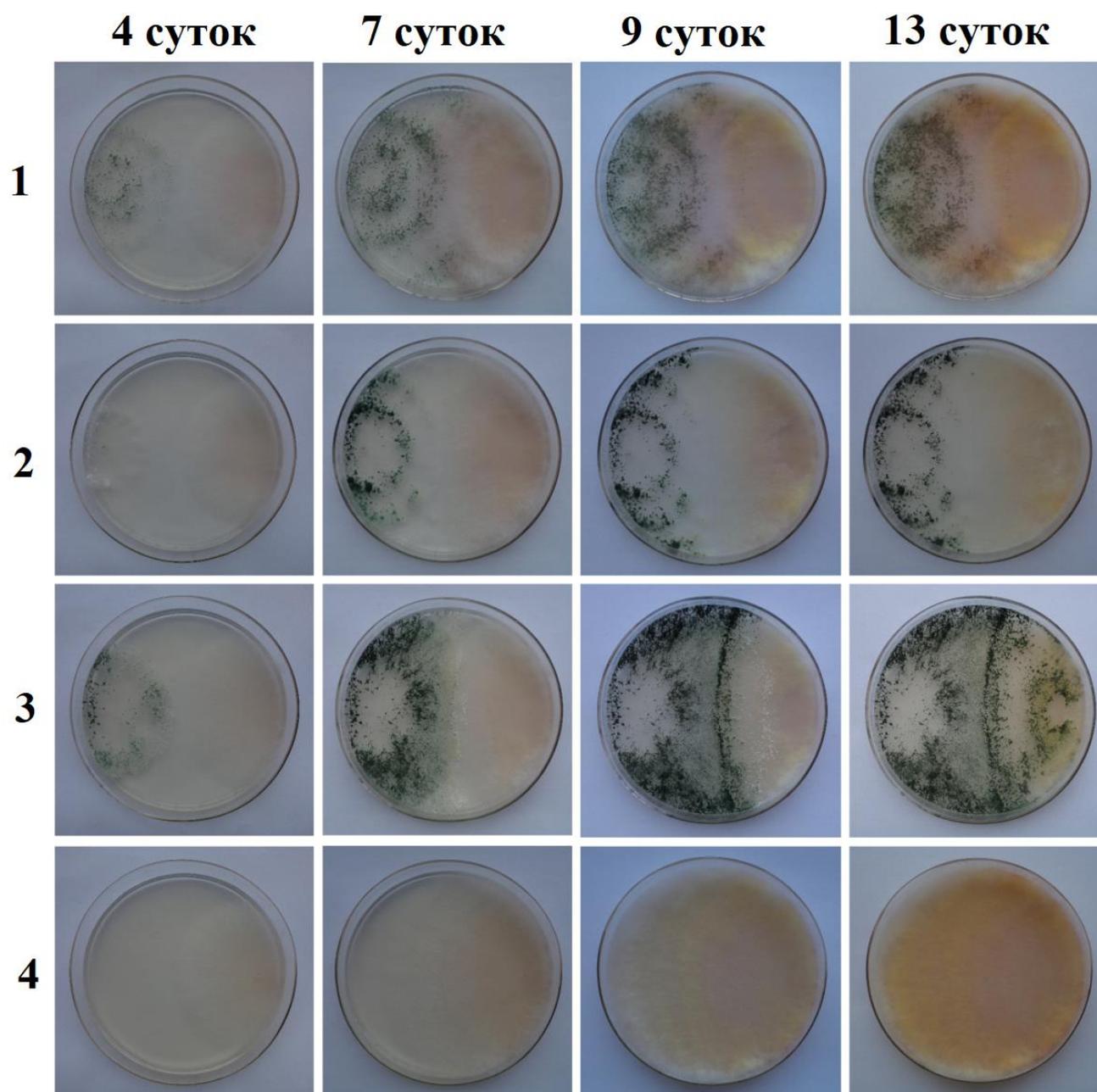


Рисунок 4. Антагонистическая активность *Trichoderma* spp. в отношении *F. culmorum* P/з-16 в динамике после 4 сут. совместного культивирования: 1 – *Trichoderma* sp. КГ54-43, 2 – *T. koningii* К-02Т, 3 – *T. atroviride* К-01П, 4 – контроль

В то же время все остальные штаммы триходермы в опыте оказались не способны к подавлению роста *F. culmorum* P/з-16: это выражалось в экспансии фитопатогенного штамма на площадь питательной среды, занятой микромицетами *Trichoderma* spp. Так, по результатам *in vitro* скрининга антифузариозного действия штаммов *Trichoderma* spp. для дальнейших более

глубоких исследований агробιοтехнологического потенциала были отобраны 2 изолята микромицетов – *T. atroviride* К-01П и *T. koningii* К-02Т, показавшие наиболее сильные антагонистические свойства. По результатам оценки *T. atroviride* К-01П и *T. koningii* К-02Т проявили определённое антифунгальное действие на тест-культуры (рис. 5, рис. 6, табл. 2). Оба штамма показали высокую антагонистическую активность в отношении *Alternaria alternata*, *Aureobasidium pullulans*, подавляя их радиальный рост на 60–71%. Изолят *T. atroviride* К-01П, в отличие от *T. koningii* К-02Т, также проявил сильные антифунгальные свойства по отношению к патогенам картофеля *F. oxysporum* К-1 и *F. equiseti* (с ингибированием роста их мицелия на 64 и 72% соответственно).

T. atroviride К-01П тормозил рост патогенного для туи *Fusarium* sp. Т-21 и продемонстрировал в отношении него среднюю антагонистическую активность, обрастая колонию фузариума на 40–50% её площади. При совместном росте с остальными фитопатогенами в опыте *T. atroviride* К-01П образовывал небольшие очаги конидиогенеза на колониях этих тест-культур, при этом снижая скорость их радиального роста на 51–63%. Параллельно с этим отмечалось медленное нарастание микромицетов *Sclerotinia sclerotiorum*, *F. oxysporum* Г-15, *Fusarium* sp. Ч-23, *F. proliferatum*, *F. moniliforme* на площадь, занятую колонией штамма *T. atroviride* К-01П. Эти же тест-культуры, а также *Fusarium* sp. Т-21 и *F. oxysporum* К-1 нарастали на колонии *T. koningii* К-02Т, но с гораздо более низкой скоростью, чем при свободном росте в контроле. Это иллюстрируется повышением степени ингибирования фитопатогенов со временем от 7 до 14 сут. культивирования.

Показано, что в условиях *in vitro* эксперимента штаммы *T. atroviride* К-01П и *T. koningii* К-02Т подавляют рост тест-культур микромицетов прежде всего посредством конкуренции за питательный субстрат и за счёт способности нарастать на колонии тест-культур. Причём антифунгальная активность исследованных штаммов сопоставима с сообщениями других авторов, изучающих фунгицидный и фунгистатический потенциал триходермы (Войтка и др, 2020; Abo-Elyousr et al., 2014).

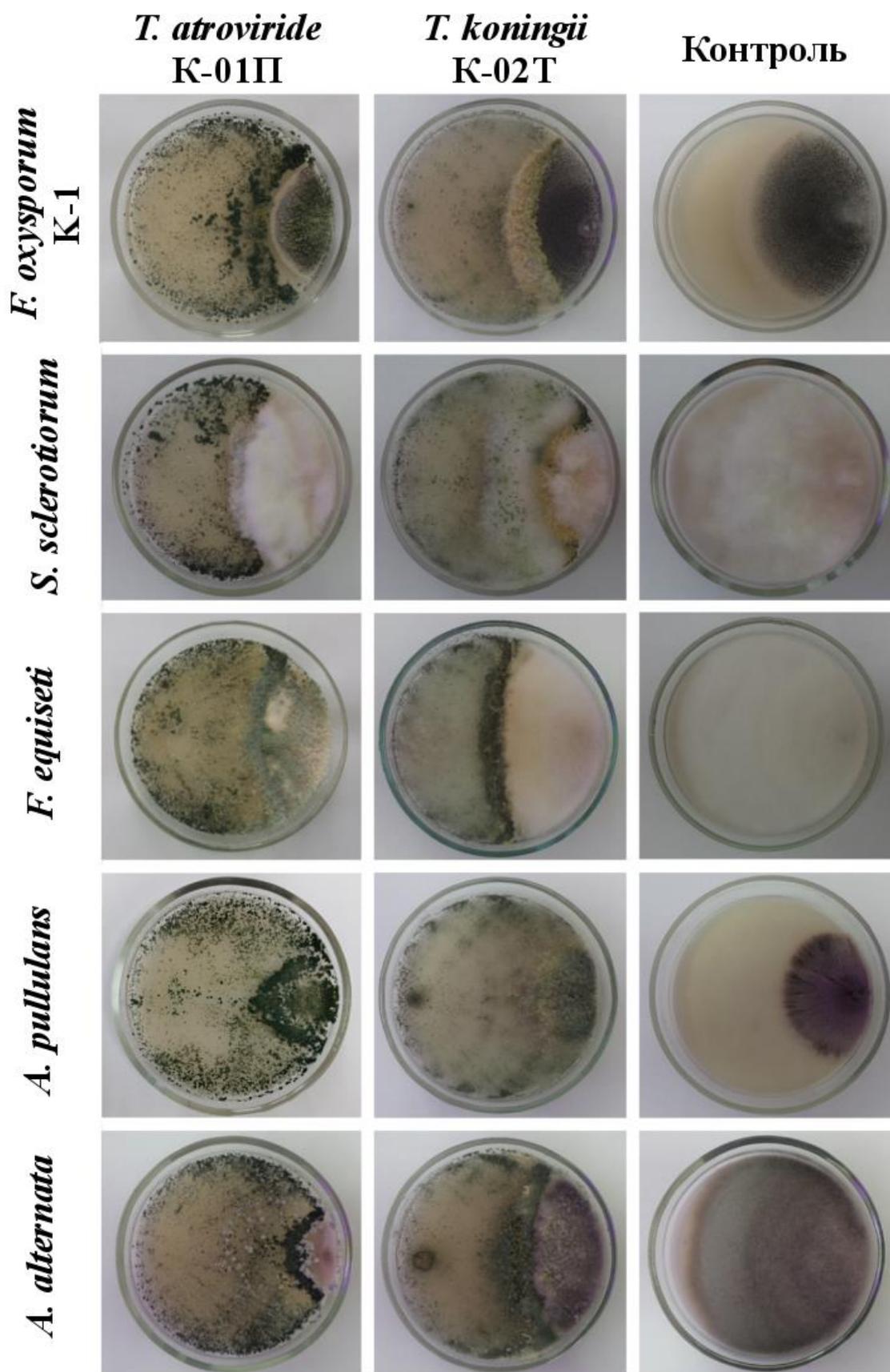


Рисунок 5. Антифунгальная активность *T. atroviride* К-01П и *T. koningii* К-02Т после 14 сут. совместного культивирования с микромицетами

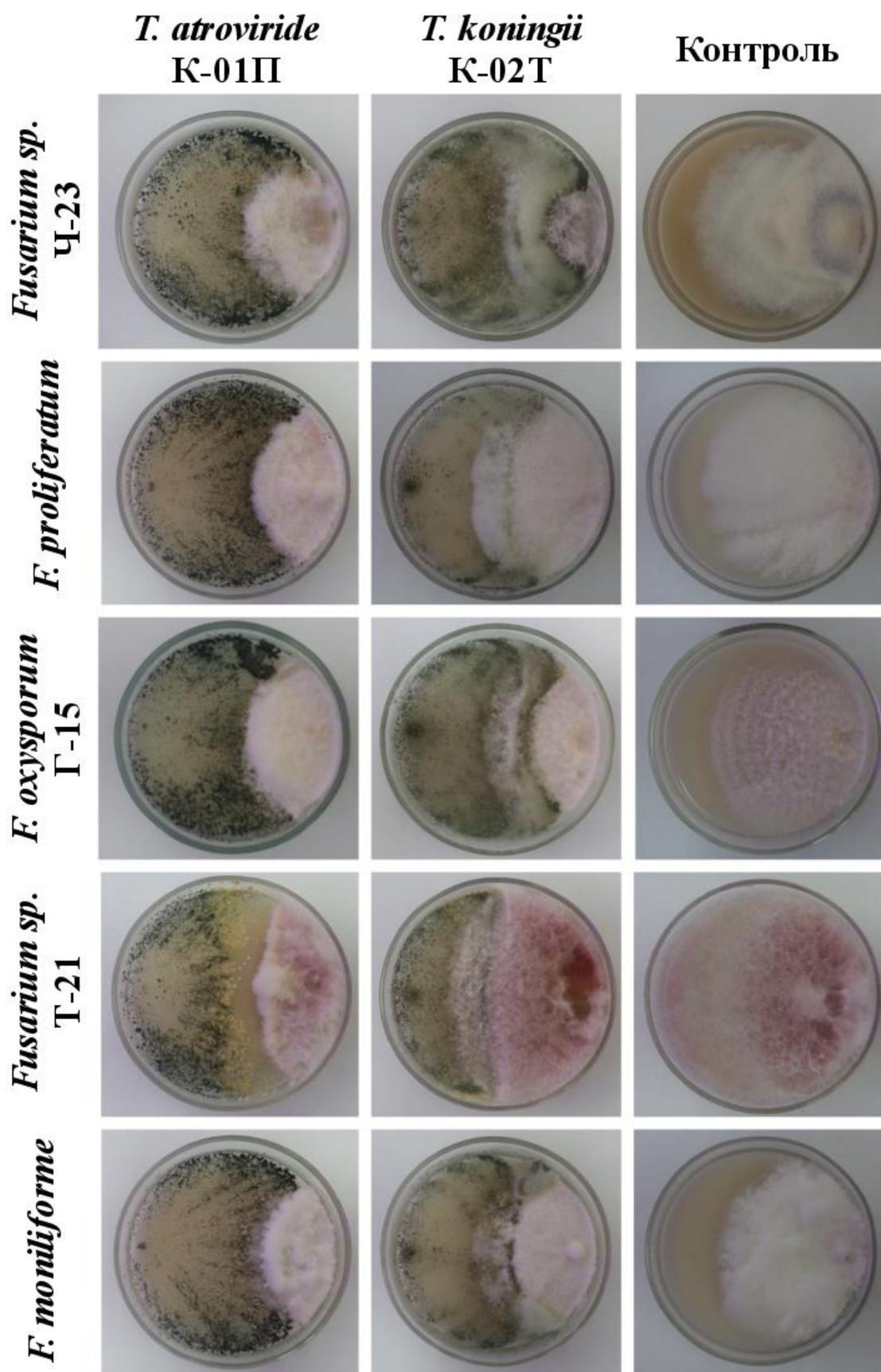


Рисунок 6. Антифунгальная активность *T. atroviride* К-01П и *T. koningii* К-02Т после 14 сут. совместного культивирования с микромицетами

Таблица 2. *T. atroviride* К-01П и *T. koningii* К-02Т и фитопатогены: стратегия взаимодействия

Тест-культура микромицета	Вариант	Радиус колонии тест-культуры на 7 и 14 сут., мм		Подавление роста на 7 и 14 сут., %		Тип антагонизма**	Нарастание тест-культуры
		7	14	7	14		
<i>F. oxysporum</i> К-1	<i>T. atroviride</i>	17±2	19±2	31	64	D3+++++	х
	<i>T. koningii</i>	25±1	37±2	1	30	B2++	✓
	Контроль	26±1	53±1	–*	–	–	–
<i>S. sclerotiorum</i>	<i>T. atroviride</i>	29±1	37±1	23	60	A–	✓
	<i>T. koningii</i>	27±0	46±2	28	50	A2+++	✓
	Контроль	38±1	93±4	–	–	–	–
<i>F. equiseti</i>	<i>T. atroviride</i>	26±1	26±1	47	72	D3+++++	х
	<i>T. koningii</i>	38±1	40±0	21	56	A2+	х
	Контроль	48±0	91±1	–	–	–	–
<i>A. pullulans</i>	<i>T. atroviride</i>	11±1	11±1	39	71	D3+++++	х
	<i>T. koningii</i>	13±1	15±2	25	60	D3+++++	х
	Контроль	17±1	36±1	–	–	–	–
<i>A. alternata</i>	<i>T. atroviride</i>	24±2	26±5	33	70	D3+++++	х
	<i>T. koningii</i>	27±2	27±2	23	68	A2+++	х
	Контроль	35±1	86±0	–	–	–	–
<i>Fusarium</i> sp. Ч-23	<i>T. atroviride</i>	18±2	26±2	40	62	A2+	✓
	<i>T. koningii</i>	20±1	39±4	35	44	A2+++	✓
	Контроль	30±3	70±3	–	–	–	–
<i>F. proliferatum</i>	<i>T. atroviride</i>	23±2	28±2	29	63	A2+	✓
	<i>T. koningii</i>	27±2	50±3	17	34	B2+	✓
	Контроль	32±2	76±4	–	–	–	–
<i>F. oxysporum</i> Г-15	<i>T. atroviride</i>	21±1	37±2	26	50	A2+	✓
	<i>T. koningii</i>	27±1	50±2	7	32	B2++	✓
	Контроль	29±1	74±2	–	–	–	–
<i>Fusarium</i> sp. Т-21	<i>T. atroviride</i>	28±1	29±1	49	79	A2++	х
	<i>T. koningii</i>	42±2	60±2	25	58	A–	✓
	Контроль	57±2	143±2	–	–	–	–
<i>F. moniliforme</i>	<i>T. atroviride</i>	22±2	35±5	3	51	A2+	✓
	<i>T. koningii</i>	28±1	43±4	17	40	B2++	✓
	Контроль	33±0	72±1	–	–	–	–

Примечание: * отсутствие значения; ** условные обозначения для столбца приведены в разделе 2.3; х – патоген не нарастает на колонию *Trichoderma* sp.; ✓ – патоген нарастает на колонию *Trichoderma* sp.

Таким образом, штаммы *T. atroviride* К-01П и *T. koningii* К-02Т продемонстрировали потенциальную возможность их применения с целью защиты растений от широкого спектра возбудителей грибных инфекций. В частности, *T. koningii* К-02Т показал антагонистические свойства к *A. alternata* и

A. pullulans, ингибируя их рост на 68 и 60% соответственно, а *T. atroviride* К-01П на 64–79% подавлял рост таких микромицетов, как *A. alternata*, *A. pullulans*, *F. oxysporum* К-1, *Fusarium* sp. Т-21, *F. equiseti* (Стариков, Домрачева и др., 2025).

Секвенированием участка генома, включающего внутреннюю транскрибируемую спейсерную область 1 (ITS 1), 5.8S рДНК и внутреннюю транскрибируемую спейсерную область 2 (ITS 2), установили принадлежность антагонистически активных изолятов к видам *T. atroviride* и *T. koningii* (рис. 7, прил. 6, прил. 7).

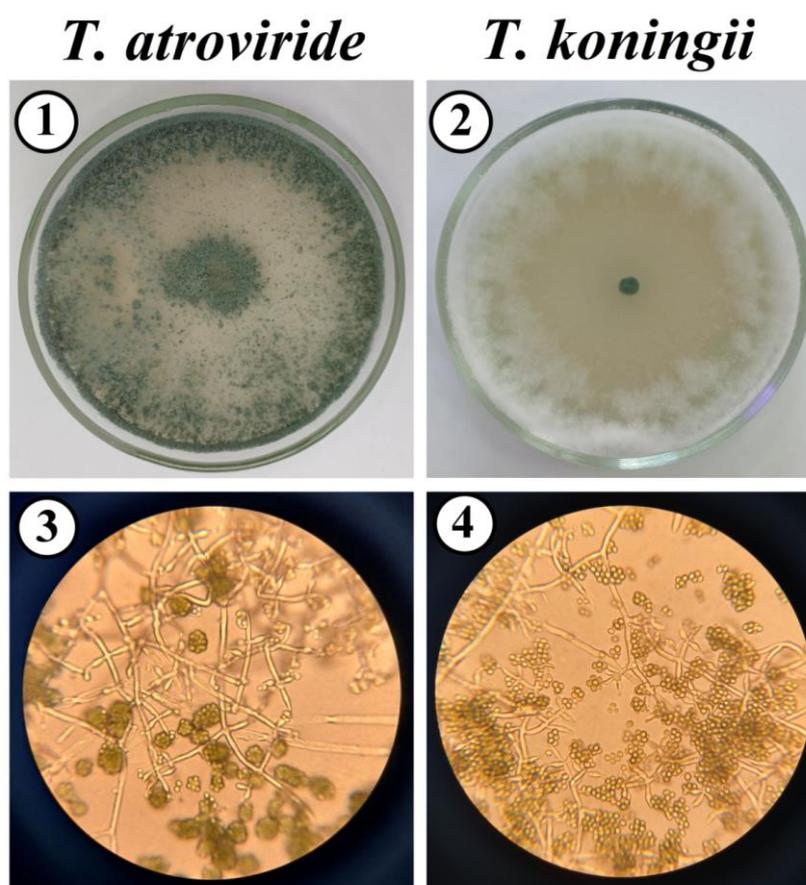


Рисунок 7. Колонии на картофельно-глюкозном агаре (1, 2) и микроскопия (3, 4) (увеличение 1000х) *Trichoderma* spp.: *T. atroviride* К-01П (1, 3); *T. koningii* К-02Т (2, 4)

В литературе приводятся сведения, подтверждающие высокую биологическую активность данных видов триходермы. В частности, описываются гиперпаразитические свойства *Trichoderma atroviride* (ранее упоминавшемся как *T. harzianum* P1) в отношении таких фитопатогенов, как *Rhizoctonia solani* и

Botrytis cinerea (Papavizas, 1985; Chet, 1987; Kullnig et al., 2000; Hjeljord et al., 2001). Сообщается об исследовании, в рамках которого из представителя данного вида выделены протеазы, предположительно, обладающие биоконтрольными свойствами (Grinyer et al., 2005). Из культуральной жидкости *T. atroviride* F80317 были выделены новые атровиридины А и неоатровиридины АД с мембраноразрушающей активностью, которые проявили антимикробные свойства в отношении грамположительных бактерий и фитопатогенных грибов, а также высокую цитотоксичность в отношении линий раковых клеток человека (Oh et al., 2002). Из губки аксинеллиды был изолирован штамм *T. atroviride* NF16, который является продуцентом пептаиболов из группы трихорцианинов. Эти пептаиболы проявили антимикробную активность против бактерий, выделенных со средиземноморского побережья Израиля (Panizel et al., 2013). Также описывается летучее соединение 6-пентил-2Н-пиран-2-он *T. atroviride*, у которого выявлены ризогенные свойства в отношении *Arabidopsis thaliana* (Garnica-Vergara et al., 2016). Сообщается о способности данного вида триходермы индуцировать устойчивость арабидопсиса к бактериальным и грибным фитопатогенам (Salas-Marina et al., 2011). Известно о зарегистрированном препарате «TRICOTEN WP», смачивающийся порошок (СП), содержащем штамм *T. atroviride* AT10 (European Food Safety Authority (EFSA) et al., 2022).

Кроме того, в литературе приводятся сведения об агрономически ценных свойствах *Trichoderma koningii*, в частности, о высокой продукции активных хитиназ представителями данного вида (Metcalf, Wilson, 2001). *Trichoderma koningii* использовали для защиты томата от инфекции, вызванной *Sclerotium rolfsii*: количество склероциев патогена в почве значительно сократилось, а обнаруженные склероции были заражены штаммом-антагонистом *T. koningii*. Параллельно с этим под действием данного изолята увеличивалась энергия роста томатов (Latunde-Dada, 1993). Также в более поздних исследованиях описывается стимулирующее влияние *T. koningii* на прорастание семян пшеницы и огурца (Zhao et al., 2022). Кроме того, в одной из работ сообщается, что штамм *T. koningii* в аспекте биологического контроля фитопатогена *Aspergillus niger* в условиях *in*

in vitro превосходил по силе антагонистического действия *T. viride* и *T. harzianum* (Khalid, Adnan, 2022). Известна группа метаболитов этого вида триходермы, получившая название конингинины. Большинство из этих соединений ингибировали рост этиолированных колеоптилей пшеницы (Cutler et al., 1989, Cutler et al., 1991, Parker et al., 1995), а некоторые из них продемонстрировали другие виды активности. Например, выявлено продуцируемое *T. koningii* антибиотическое соединение, подавляющее рост патогена злаковых *Gaeumannomyces graminis* vn. *tritici* (Dunlop et al., 1989).

Таким образом, новые штаммы-антагонисты *T. atroviride* К-01П и *T. koningii* К-02Т перспективны поиска соединений с фиторегуляторным, антимикробным потенциалом и другими биотехнологически ценными свойствами, а также для дальнейшего изучения прикладных аспектов их использования, включая применение в агрономической практике.

По результатам исследований *in vitro* для дальнейших опытов нами был отобран штамм *T. atroviride* К-01П из-за его более широкого спектра действия и высокой антифунгальной активности в сравнении с *T. koningii* К-02Т.

3.2. Совместимость *T. atroviride* и азотфиксаторов *in vitro*

При совместном культивировании методом штрихов и диффузии в агар обнаружили, что *T. atroviride* К-01П не угнетается штаммами *A. chroococcum* РП-22, *R. leguminosarum* 348a и *F. muscicola* 300 (рис. 8).

Об отсутствии антифунгального действия бактерий на *T. atroviride* судили по неспособности диазотрофов ограничивать рост штамма путём образования стерильных зон. В свою очередь, в условиях *in vitro* бактерии-дiazотрофы не проявили антагонизма в отношении друг друга (Стариков, Домрачева и др., 2025).

Согласно анализу литературных данных, отношения между *Trichoderma* spp. и бактериями pp. *Rhizobium*, *Azotobacter* и ЦБ могут проявляться по-разному. При исследовании *in vitro* обнаруживается как наличие совместимых друг с другом пар микроорганизмов, так и примеры ярко выраженных антагонистических отношений видов (al-Maadhidi, Henriksson, 1980; Jawad, 1982; Eyini et al., 2005; al-Maadhidi, Madenat, 2009; Das et al., 2017). Для создания комплексных

биопрепаратов важно подобрать штаммы с максимально высокой совместимостью, поскольку среди природных видов может наблюдаться различный характер взаимоотношений, в том числе в зависимости от особенностей конкретных штаммов. По результатам наших исследований, выбранные для дальнейших опытов diaзотрофы и микромицет *T. atroviride* в условиях *in vitro* не проявляют взаимного антагонизма.

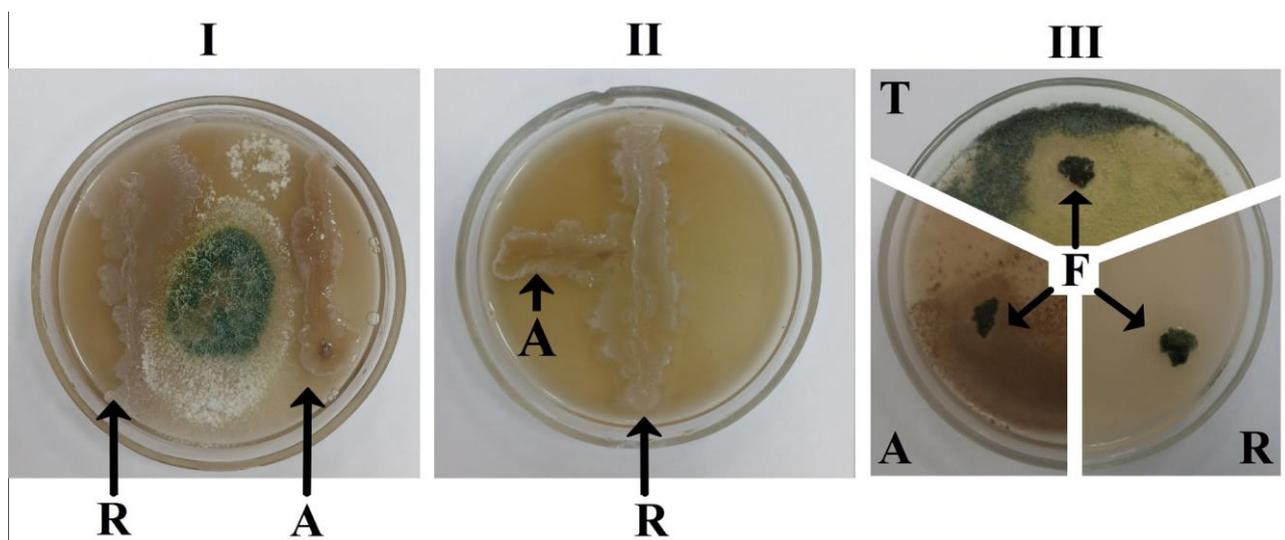


Рисунок 8. I – Рост *T. atroviride* в присутствии *R. leguminosarum* и *A. chroococcum*, посеянных методом штрихов, 7 сут. II – Совместный рост *R. leguminosarum* и *A. chroococcum*, 7 сут. III – Рост газонов *T. atroviride*, *R. leguminosarum* и *A. chroococcum* в присутствии биоплёнок *F. muscicola*, 7 сут. Т – *T. atroviride*, R – *R. leguminosarum*, А – *A. chroococcum*, F – *F. muscicola*

3.3. Влияние *Trichoderma atroviride*, diaзотрофов и их комплексов на проростки в лабораторных опытах

Согласно результатам, не было обнаружено достоверных различий по лабораторной всхожести всех 3-х культур в вариантах опыта (табл. 3).

Микробная инокуляция семян пшеницы не привела к достоверному увеличению индекса роста относительно контроля ни в одном из вариантов опыта. В то же время обработка семян комплексом *T. atroviride* + *F. muscicola* показала определённый фитоингибирующий эффект и привела к уменьшению индекса роста в 1,3 раза.

Таблица 3. Влияние микробных инокулянтов на показатели роста проростков

№	Вариант	Всхожесть семян, %	Индекс роста, у.е.	Отношение длины корень/побег
Горчица белая (<i>Sinapis alba</i> L.)				
1	Контроль	83±3	9565±684	3,4±0,2
2	<i>T. atroviride</i>	92±3	11533*±473	4,0±0,5
3	<i>F. muscicola</i>	92±3	12737*±787	4,3*±0,1
4	<i>A. chroococcum</i>	92±3	12211*±554	3,7±0,4
5	<i>T.</i> + <i>A.</i>	88±6	11307*±1115	4,3*±0,2
6	<i>A.</i> + <i>F.</i>	90±0	11475*±537	3,4±0,5
7	<i>T.</i> + <i>F.</i>	88±1	10306±1295	4,0±0,4
8	<i>T.</i> + <i>A.</i> + <i>F.</i>	92±10	10758±1035	4,2*±0,4
НСР _{0,95}		нет	1395,3	0,73
Пшеница яровая (<i>Triticum aestivum</i> L.)				
1	Контроль	98±3	16725±195	1,7±0,1
2	<i>T. atroviride</i>	93±8	15250±2662	1,6±0,1
3	<i>F. muscicola</i>	92±3	16103±900	1,7±0
4	<i>A. chroococcum</i>	93±3	17892,0±321,4	1,8±0,1
5	<i>T.</i> + <i>A.</i>	98±3	17642±1146	1,9±0,1
6	<i>A.</i> + <i>F.</i>	97±3	18164±321	1,8±0,2
7	<i>T.</i> + <i>F.</i>	92±3	12824*±1644	1,7±0,4
8	<i>T.</i> + <i>A.</i> + <i>F.</i>	97±3	16958±485	1,8±0,1
НСР _{0,95}		нет	2201,6	нет
Клевер паннонский (<i>Trifolium pannonicum</i> Jacq.)				
1	Контроль	90±9	3203±729	3,2±0,2
2	<i>T. atroviride</i>	85±5	2872±148	3,1±0
3	<i>F. muscicola</i>	95±5	3776±378	2,7*±0,1
4	<i>A. chroococcum</i>	97±3	4579*±609	2,1*±0,3
5	<i>R. leguminosarum</i>	92±8	3875*±371	2,1*±0,1
6	<i>T.</i> + <i>A.</i>	90±5	4313*±593	3,1±0,2
7	<i>A.</i> + <i>F.</i>	93±6	4398*±205	2,7*±0,2
8	<i>T.</i> + <i>F.</i>	87±10	3560±662	3,0±0,5
9	<i>T.</i> + <i>R.</i>	92±3	3700±282	3,1±0,1
10	<i>R.</i> + <i>A.</i>	97±3	4571*±295	2,8±0,3
11	<i>R.</i> + <i>F.</i>	92±8	4030*±351	2,7*±0,3
12	<i>T.</i> + <i>A.</i> + <i>F.</i>	95±5	4035*±483	3,0±0,4
13	<i>T.</i> + <i>A.</i> + <i>R.</i>	93±3	3983*±32	3,8*±0,3
14	<i>R.</i> + <i>A.</i> + <i>F.</i>	87±6	3932*±539	2,9±0,5
15	<i>T.</i> + <i>R.</i> + <i>F.</i>	93±8	3818±188	3,4±0,3
16	<i>T.</i> + <i>A.</i> + <i>F.</i> + <i>R.</i>	95±0	4500*±58	3,0±0,4
НСР _{0,95}		нет	667,3	0,47

Примечание: * – значимое отличие от контроля. НСР_{0,95} – наименьшая существенная разница при 95%-ном уровне вероятности. *T.* – *T. atroviride*, *F.* – *F. muscicola*, *A.* – *A. chroococcum*, *R.* – *R. leguminosarum*.

При микробной инокуляции семян пшеницы наибольший ризогенный эффект в виде увеличения длины корневой системы на 15,5 и 13,6% соответственно проявился при инокуляции монокультурой *A. chroococcum* и его комплексом с *F. muscicola* (рис. 9).

На культуре горчицы было показано возрастание индекса роста на 18,2–27,7% при предпосевной обработке *T. atroviride*, *T. atroviride* + *A. chroococcum*, *A. chroococcum* + *F. muscicola* и монокультурой *A. chroococcum*, при этом инокуляция суспензией *F. muscicola* привела к наиболее сильной фитостимуляции (увеличение индекса роста на 33,2%).

При микробной инокуляции семян горчицы достоверный ризогенный эффект в виде увеличения длины главного корня наблюдался в следующих вариантах: *T. atroviride* (+13,7%), *T. atroviride* + *A. chroococcum* (+17,3%), *A. chroococcum* (+18,3%) и *F. muscicola* (+27,6%). Стимуляция роста надземной части была зафиксирована при инокуляции горчицы монокультурой *A. chroococcum* и комплексом *A. chroococcum* + *F. muscicola* (на 8,7 и 11,0% соответственно). В опыте было отмечено, что на начальном этапе онтогенеза горчицы добавление *T. atroviride* к *A. chroococcum* и комплексу *A. chroococcum* + *F. muscicola*, наоборот, несколько подавляет рост побега в длину (на 18,7 и 29,8% соответственно). Предположительно, в условиях *in vitro* фитостимулирующий эффект бактерий-азотфиксаторов на проростки горчицы нивелируется в присутствии продуктов метаболизма *T. atroviride*.

В целом комплексы *T. atroviride* с *A. chroococcum* и *F. muscicola* не показали на проростках горчицы и пшеницы такую же высокую фитостимуляцию, как монокультуры diaзотрофов и их бинарные комплексы. Но благодаря высокой антифунгальной активности *T. atroviride* К-01П инокуляция микробными комплексами, включающими данный штамм микромицета, может способствовать снижению распространения грибных инфекций в посевах сельскохозяйственных культур.

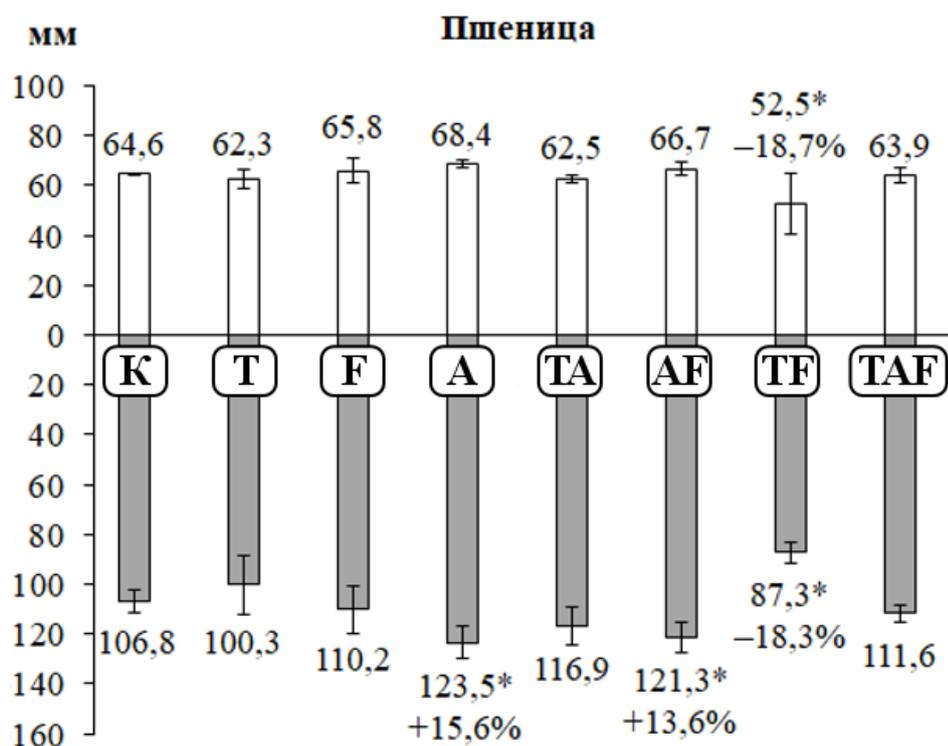
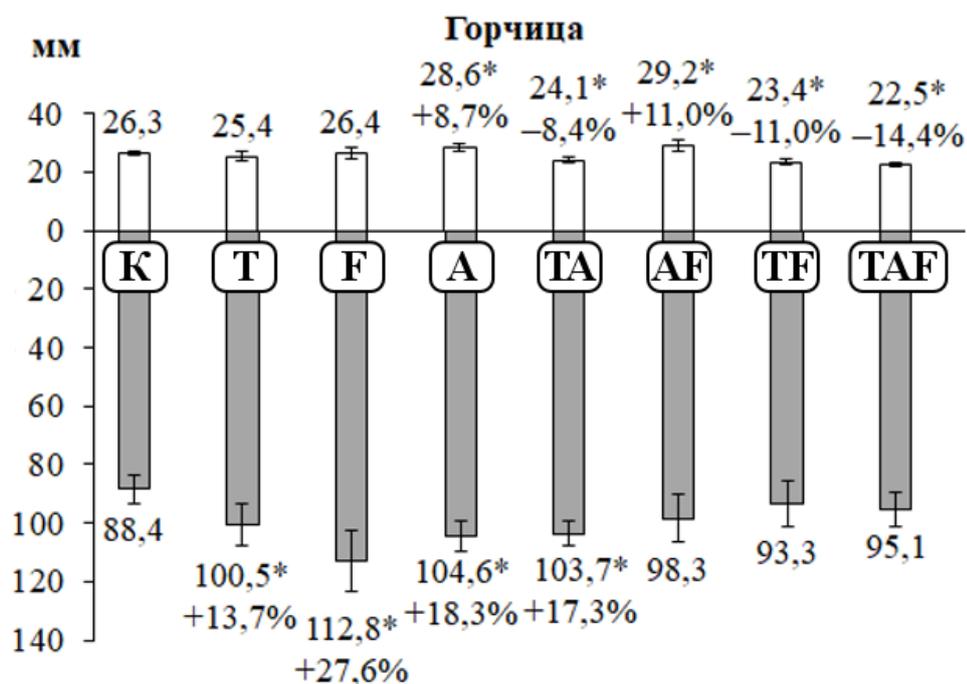


Рисунок 9. Рост проростков горчицы белой и пшеницы мягкой (6 сут. после посева): К – контроль, Т – *T. atroviride*, F – *F. muscicola*, А – *A. chroococcum*.
 Примечание: * – значимое отличие от контроля. В процентах указана прибавка показателя относительно контрольного значения. Горчица: стебель – НСР_{0,95} = 1,877; корень – НСР_{0,95} = 11,561; пшеница: стебель – НСР_{0,95} = 6,200; корень – НСР_{0,95} = 13,560

Наиболее отзывчивым из тест-культур на инокуляцию семян оказался клевер паннонский: при инокуляции семян штаммами бактерий-дiazотрофов и *T. atroviride*, а также их комплексами ни в одном варианте не происходило уменьшение морфометрических показателей проростков в сравнении с контролем (рис. 10). В 10 вариантах наблюдалось достоверное увеличение индекса роста, но максимальных значений в опыте индекс роста достигал при предпосевной инокуляции семян монокультурой *A. chroococcum*, комплексом *R. leguminosarum* + *A. chroococcum*, а также композицией *T. atroviride* + *A. chroococcum* + *F. muscicola* + *R. leguminosarum* (ТАФР) (+40,5–43,0%). В большинстве вариантов опыта, где в качестве инокулянтов использовались микробные комплексы, содержащие *A. chroococcum*, выявлено усиление роста главного корня в длину по сравнению с инокуляцией семян монокультурой азотобактера, а наибольший ризогенный эффект зафиксирован при инокуляции бинарным комплексом *T. atroviride* + *A. chroococcum* (+33,7%) и ТАФР (+31,1%).

Активация роста побега в длину достигала наибольших значений при обработке семян клевера монокультурами *A. chroococcum* и *R. leguminosarum* (+86,7 и +62,7% к контролю соответственно), бинарными комплексами *A. chroococcum* + *F. muscicola* (+53,0%), *R. leguminosarum* + *A. chroococcum* (+53,0%), а также инокулянтom ТАФР (+44,6%). В отличие от пшеницы и горчицы, в случае проростков клевера микробная инокуляция вызывала колебания соотношения корень/стебель (далее – К/С) как в большую, так и в меньшую сторону. Так, в вариантах с инокуляцией *A. chroococcum* и *R. leguminosarum* наблюдалось снижение К/С более чем в 1,5 раза, что в полевых условиях может в потенциале приводить к нарушению баланса транспирации и всасывания влаги. Добавление *T. atroviride* К-01П к *R. leguminosarum* и *A. chroococcum* приводило к выравниванию соотношения корень/стебель до значений, близких к контролю (Стариков, Домрачева и др., 2025).

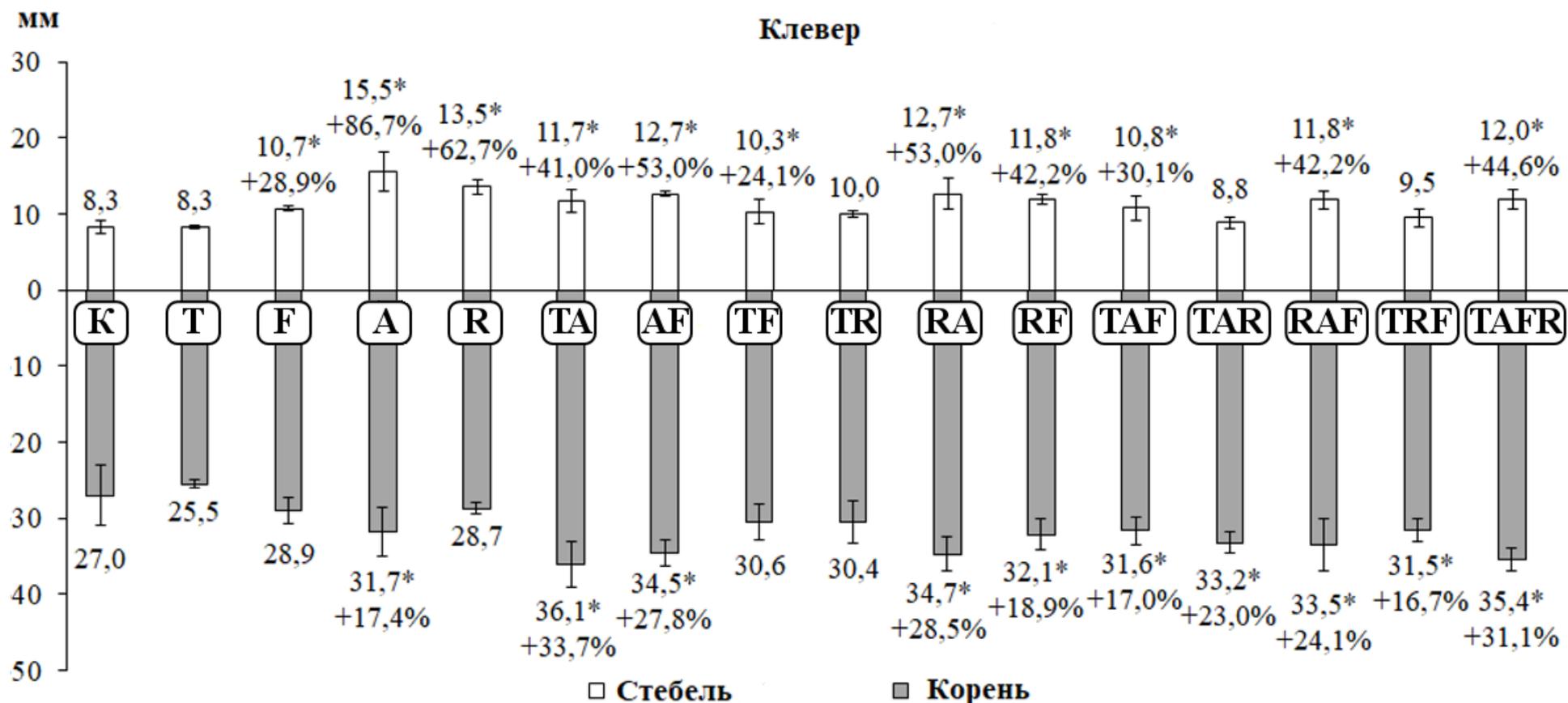


Рисунок 10. Рост проростков клевера в зависимости от микробной инокуляции (6 сут. после посева): К – контроль, Т – *T. atroviride*, F – *F. muscicola*, А – *A. chroococcum*, R – *R. leguminosarum*. Примечание: * – значимое отличие от контроля.

В процентах указана прибавка показателя относительно контрольного значения. Стебель – $НСР_{0,95} = 2,047$; корень –

$НСР_{0,95} = 3,746$

Компенсация определённого фитингибирующего эффекта ряда инокулянтов на основе *T. atroviride* К-01П, представленных в опыте, возможна путём корректировки рабочей дозы биопрепаратов. Микробы-интродуценты в условиях открытого грунта испытывают гораздо более многогранное воздействие абиотических и биотических факторов, нежели в условиях *in vitro*. Это обуславливает необходимость подтверждения результатов лабораторного фитотестирования штаммов *T. atroviride* К-01П, бактерий-дiazотрофов и их комплексов в полевых условиях.

3.4. Ауксинпродуцирующие свойства *T. atroviride* К-01П

В предыдущих исследованиях при культивировании *Trichoderma virens* ВКМ F-1117 наибольшая продукция ИУК на 14 сут. была установлена в условиях стационарного культивирования в среде с 5 мМ триптофана (Стручкова, 2014). В свою очередь, нами показано, что в течение 15 сут. штамм *T. atroviride* К-01П не синтезировал детектируемые количества ИУК в среде Чапека без добавления предшественника. В то же время максимальная концентрация ИУК при культивировании в среде с 5 мМ триптофана наблюдалась на 11 сут. (рис. 11).

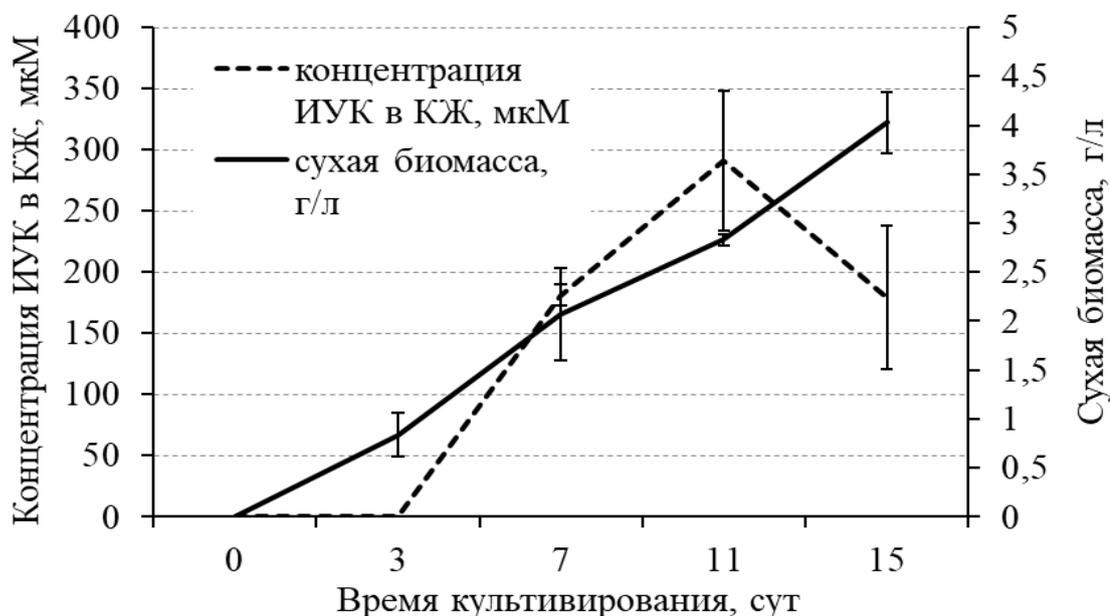


Рисунок 11. Накопление биомассы *T. atroviride* К-01П и ИУК в КЖ. Планки погрешностей отражают значения стандартного отклонения

При последующем культивировании, несмотря на увеличение биомассы микромицета, концентрация ИУК к 15-м суткам уменьшалась до уровня, наблюдаемого на 7 сут. По-видимому, штамм *T. atroviride* К-01П метаболизирует ИУК на более поздних этапах роста культуры. Таким образом, результаты данного исследования расширяют представление о биотехнологическом потенциале штамма-антагониста *T. atroviride* К-01П.

3.5. Ферментативная активность комплекса *T. atroviride* К-01П и *A. chroococcum* РП-22

Штамм-антагонист *T. atroviride* К-01П показал достаточно высокую целлюлазную активность при качественном анализе по Билай и культивировании на среде с карбоксиметилцеллюлозой (КМЦ). Его способность разлагать КМЦ сопоставима с активностью штаммов *Trichoderma* spp. К-01D и К-05D, выделенных с поверхности разлагающейся древесины. При этом штаммы, выделенные со спорокарпов базидиомицетов, включая антагониста *T. koningii* К-02Т, не обладали выраженными деструкционными свойствами (табл. 4, рис. 12, рис. 13) (Стариков, Домрачева и др., 2025).

Таблица 4. Целлюлазная активность штаммов *Trichoderma* spp.

Штамм	Источник	Диаметр, мм		Индекс разложения КМЦ	Балл спороношения по Билай
		Колония	Светлая зона		
		4 сут.			
<i>T. atroviride</i> К-01П	Почва	74,7±2,5	59,0±1,0	0,79±0,03	++++
<i>T. koningii</i> К-02Т	Спорокарпы	53,0±1,7	0	0	++
<i>Trichoderma</i> sp. КГ54-43		82,0±0	8,3±0,6	0,10±0,01	+
<i>Trichoderma</i> sp. К-01D	Древесина	71,3±3,2	55,0±4,6	0,77±0,04	++++
<i>Trichoderma</i> sp. К-05D		69,0±1,7	59,3±0,6	0,86±0,02	++++

Примечание: наибольшие значения показателей выделены жирным

При исследовании способности *T. atroviride* К-01П разлагать целлюлозу в составе фильтровальной бумаги отмечалось усиление деструкционной активности этого микромицета в присутствии *A. chroococcum* РП-22. Наиболее сильное влияние *A. chroococcum* оказал на процессы деструкции целлюлозы в безазотистой среде Гетчинсона при учёте убыли массы фильтра (табл. 4). Также определённая достоверная стимуляция разложения целлюлозы наблюдалась при

культивировании комплекса на среде, содержащей нитратный азот (+17,8% в сравнении с монокультурой *T. atroviride*).

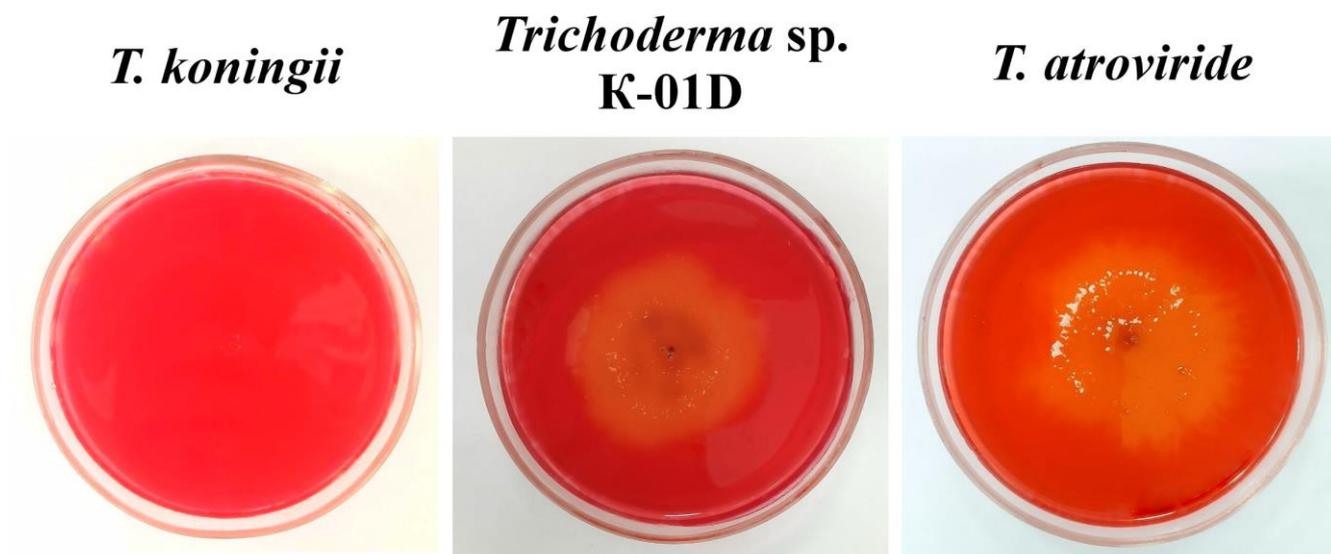


Рисунок 12. Карбоксиметилцеллюлазная активность *Trichoderma* spp. на 4 сут. культивирования

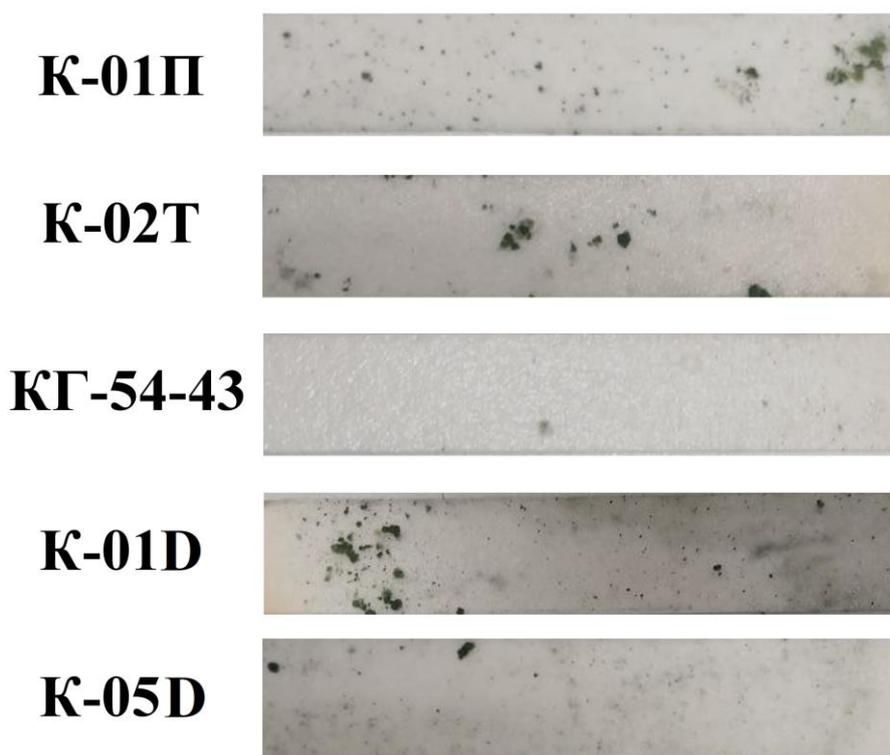


Рисунок 13. Разрастания различных штаммов *Trichoderma* spp. на поверхности бумажного фильтра на 10 сут. культивирования

Таблица 5. Целлюлазная и фосфатсолобилизирующая активность *T. atroviride* и его комплекса с *A. chroococcum*

Вариант	Деструкция целлюлозы, 21 сут	Фосфатсолобилизация, 11 сут		
	Снижение массы фильтра, %	рН	Концентрация в КЖ, мг/мл	
			Белок	Монофосфат-ионы*
Среда без азота				
Контроль	0,0	7,58±0,05	н. п.	0,039±0,003
<i>T. atroviride</i>	0,0	7,70±0,05	0,072±0,010	0,059±0,003
<i>T. atr.</i> + <i>A. chr.</i>	3,09±0,43	6,76±0,15	0,164±0,053	0,107±0,007
Среда с азотом				
Контроль	0,0	7,60±0,05	н. п.	0,044±0,005
<i>T. atroviride</i>	7,97±0,95	7,51±0,05	0,234±0,026	0,072±0,005
<i>T. atr.</i> + <i>A. chr.</i>	9,39±0,56	6,74±0,25	0,284±0,009	0,123±0,003

Примечание: наибольшие значения показателей выделены жирным; КЖ – культуральная жидкость, *T. atr.* – *T. atroviride* К-01П, *A. chr.* – *A. chroococcum* РП-22, н.п. – ниже предела обнаружения. *Под монофосфат-ионами подразумевается совокупность ионов $H_2PO_4^-$, HPO_4^{2-} и PO_4^{3-} ; «±» – стандартное отклонение

При исследовании фосфатсолобилизирующей способности отмечено, что растворение фосфатов значительно ускоряется при использовании комплекса *T. atroviride* + *A. chroococcum* в сравнении с монокультурой триходермы (+92,2% в безазотистой среде и +70,8% в среде с $NaNO_3$) (табл. 5).

Одним из признаков растворения фосфатов служит увеличение кислотности среды. Так, при исследовании фосфатсолобилизирующей способности отмечено, что растворение фосфатов комплексом штаммов сопровождалось детектируемым снижением рН культуральной жидкости более чем на 0,8 единиц. Также о наличии фосфатсолобилизирующей активности косвенно можно судить по увеличению уровня секреции белка в культуральную жидкость (табл. 5).

3.6. Культивирование микромицетов рода *Trichoderma*

3.6.1. Субстраты для культивирования *Trichoderma* spp.

Большинство биологических препаратов на основе *Trichoderma* spp., которые представлены на рынке, содержат конидиальную массу активного штамма. При этом с точки зрения биотехнологических аспектов производства триходермальных препаратов важно подобрать такие параметры процесса культивирования, которые обеспечивают максимальную продукцию спор. При

этом одним из факторов, определяющих выход конидий в ходе ферментации, является подбор оптимальных питательных сред (Зиганшин, Сироткин, 2017).

Что касается использования бобового агара для культивирования, то в одной из работ описана попытка использования бобовой среды для дифференциации отдельных таксонов *Trichoderma* spp. (Seaby, 1996). Кроме того, упоминается об исследовании антагонизма *T. harzianum* по отношению к фитопатогену *Phytophthora drechsleri* при совместном культивировании на бобовом агаре (Sharifi Tehrani, Nazari, 2004). В рамках исследования мы произвели попытку культивирования *Trichoderma* spp. на этой среде с целью сравнения бобового агара с другими агаризованными средами. Так, при поверхностном культивировании *Trichoderma* spp. было установлено, что для всех штаммов в опыте самые высокие темпы линейного роста и конидиогенеза наблюдаются на картофельно-сахарозной среде и бобовом агаре (табл. 6, рис. 14).

Таблица 6. Рост и начало споруляции штаммов *Trichoderma* spp. на различных агаризованных питательных средах

Штамм	Питательная среда	Скорость роста, мм/сут.	Начало споруляции
<i>T. lignorum</i> T13-82	Бобовый агар	24,34±0,59	на 6-ые сут.
	Картофельный агар	17,13±0,39	на 6-ые сут.
	КС	19,72±0,39	на 5-ые сут.
	Среда Чапека	15,66±0,70	на 6-ые сут.
	Т	12,06±0,20	на 6-ые сут.
<i>Trichoderma</i> sp. K-01T	Бобовый агар	24,68±0,34	на 5-ые сут.
	Картофельный агар	15,89±0,59	на 5-ые сут.
	КС	21,41±0,20	на 6-ые сут.
	Среда Чапека	26,14±0,85	на 5-ые сут.
	Т	10,14±0,34	на 5-ые сут.
<i>Trichoderma</i> sp. K-01D	Бобовый агар	23,32±0,59	на 5-ые сут.
	Картофельный агар	15,89±0,59	на 5-ые сут.
	КС	21,07±0,99	на 6-ые сут.
	Среда Чапека	22,99±0,59	на 5-ые сут.
	Т	9,58±0,20	на 5-ые сут.

Примечание: КС – картофельно-сахарозный агар, Т – агаризованный отвар трютовика.

Это согласуется с данными предыдущих работ, где отмечаются наилучшие показатели роста *Trichoderma harzianum* на картофельно-декстрозной среде, которой уступают такие субстраты, как кукурузный и морковный агар (Janah et

al., 2013). В другой работе при культивировании триходермы на картофельно-декстрозной среде также отмечалось наибольшее значение ростового коэффициента (Войтка, Юзefович, 2014).

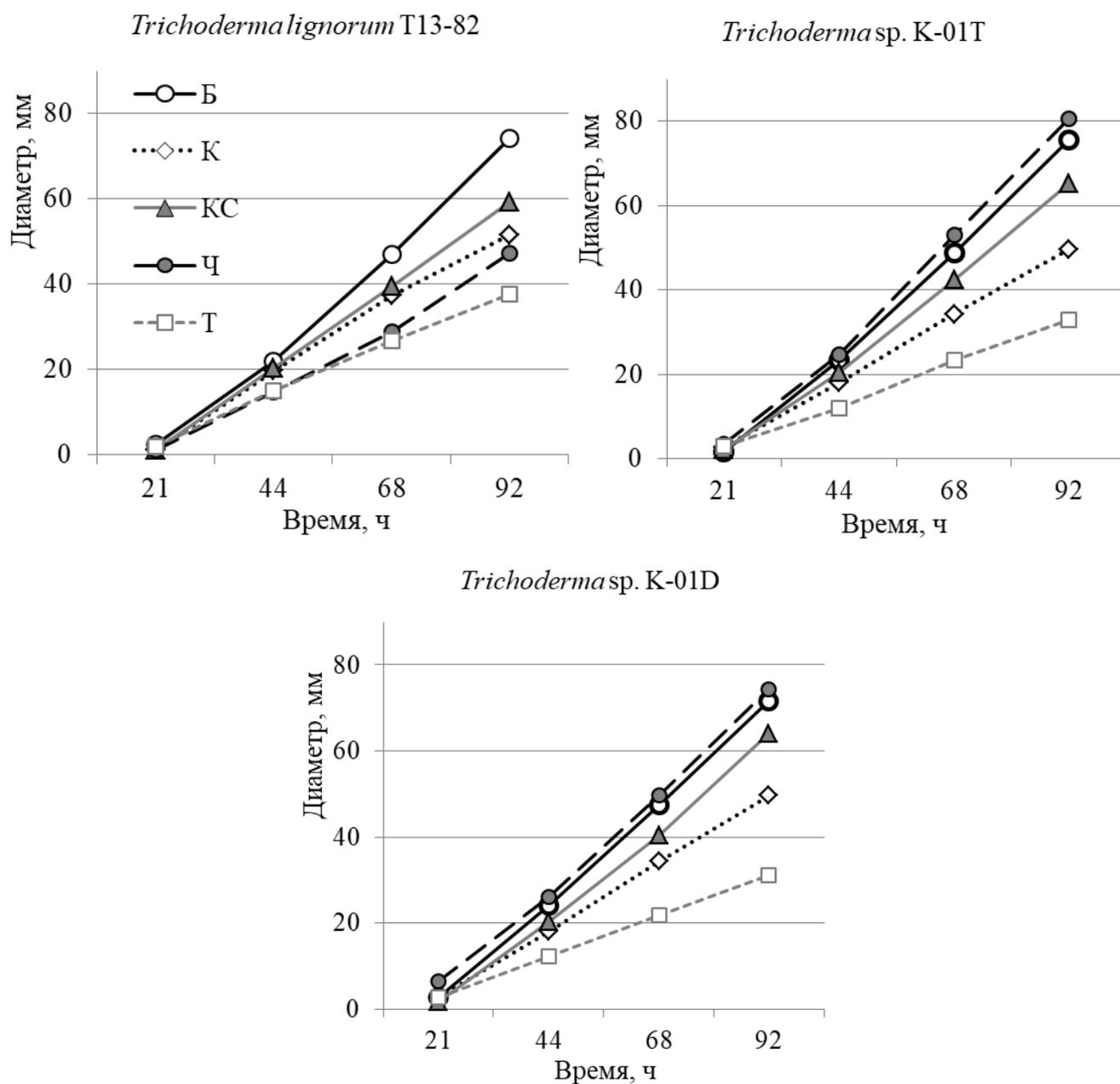


Рисунок 14. Динамика роста *Trichoderma* spp. на различных питательных средах, где Б – бобовый агар, К – картофельный агар, КС – картофельно-сахарозный агар, Ч – среда Чапека, Т – агаризованный отвар трутовика

Среда Чапека способствует быстрому распространению мицелия *Trichoderma* spp. в пространстве. Но в то же время качественный визуальный анализ показал, что эта среда не обеспечивает мощного спорообразования у

исследованных изолятов в сравнении с другими питательными субстратами (рис. 15) (Стариков, Домрачева, Скугорева, 2022). Среди всех использованных питательных сред в опыте, отвар *Fomitopsis pinicola* оказался наименее подходящим для культивирования исследуемых штаммов, согласно оценке показателей роста микромицетов (табл. 6). Возможно, это связано, прежде всего, с малым содержанием доступного для усвоения источника углерода в среде как основного фактора, определяющего интенсивность ростовых процессов. Данные полученные по результатам опыта, согласуются с результатами других исследований, представленных в литературе (Войтка, Юзефович, 2014).

Степень распространения мицелия на поверхности плотной среды не всегда сопровождается увеличением биомассы гриба (Дудка и др., 1982). По этой причине, не в полной мере корректно производить отбор питательных субстратов для культивирования только на основе линейной скорости роста мицелия. Так, при большой площади субстратного мицелия на плотной малопитательной среде колония может быть распростёртой, но не образовывать мощного воздушного мицелия, как на богатых средах. Следовательно, ключевым показателем в оценке пригодности субстратов для культивирования микромицетов является выход главного продукта ферментации: в случае *Trichoderma* spp. – это конидиальная масса.

Показано, что для исследуемых штаммов *Trichoderma* spp. К-01Т и К-01D максимальная скорость линейного роста микромицетов наблюдается на картофельно-сахарозной среде, отваре гороха (23–24 мм/сут) и синтетической среде Чапека. При этом согласно визуальной качественной оценке, культуры триходермы на агаре Чапека значительно уступали по интенсивности конидиогенеза штаммам, растущим на бобовой среде и картофельно-сахарозном агаре (рис. 15).

Таким образом, результаты показывают, что *Trichoderma* spp. можно успешно культивировать в средах на основе горохового отвара, которые являются классическими субстратами для культивирования *Rhizobium* spp. (Калинин и др., 2015).

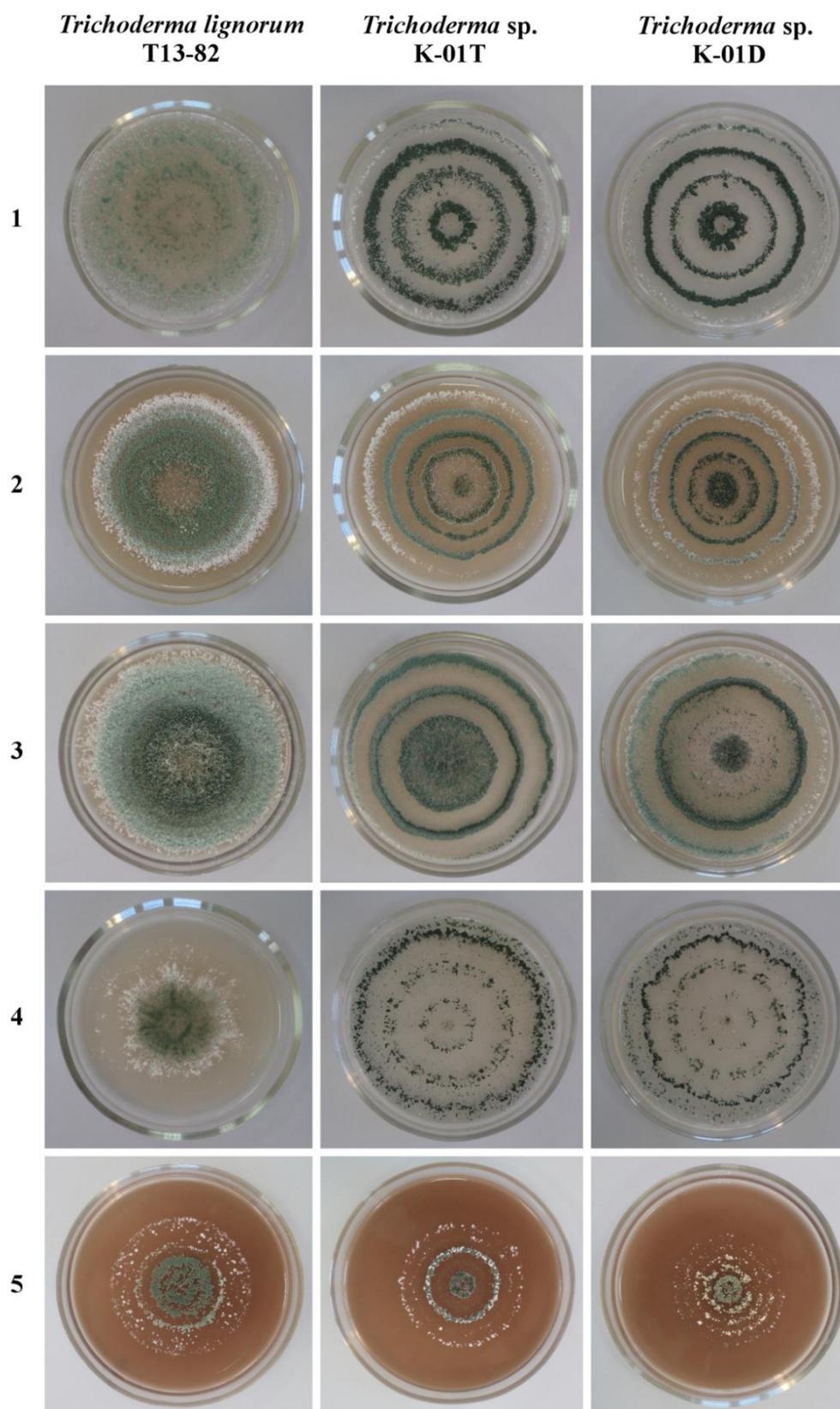


Рисунок 15. Рост *Trichoderma* spp. на различных питательных средах через 163 часа с момента инокуляции, где 1 – бобовый агар, 2 – картофельный агар, 3 – картофельно-сахарозный агар, 4 – среда Чапека, 5 – агаризованный отвар трутовика

3.6.2. Культивирование штамма-антагониста *T. atroviride*

В следующей серии опытов осуществили предварительную оценку пригодности питательных сред для культивирования штамма-антагониста. Согласно результатам, при культивировании *T. atroviride* КГА на картофельно-глюкозном агаре и среде Чапека варьирование рН в диапазоне 4,5–6,5 не привело к статистически достоверным изменениям в динамике роста исследуемого штамма (табл. 7). Характер и интенсивность конидиогенеза, по данным качественной визуальной оценки, также не различались в этом интервале рН питательных сред. Однако во всех вариантах рН культивирования штамма на КГА показатели роста и спороношения были выше, чем на среде Чапека. На основе полученных данных заключили, что в отличие от вклада состава питательных сред, влияние изменения рН от 4,5 до 6,5 не является значимым.

Таблица 7. Влияние рН среды на мицелиальный рост *T. atroviride*

Питательная среда	рН	Диаметр колоний, мм		Линейная скорость роста (по диаметру), мм/сут
		21 ч	87 ч	
КГА	4,5	6±2	117±3	41±1
	5,5	3±2	108±18	38±6
	6,5	5±1	116±4	41±1
Чапека	4,5	3±1	77±7	27±2
	5,5	4±1	89±19	31±7
	6,5	4±1	70±0	24±1

Результаты исследования пригодности различных питательных сред с рН 5,5 для культивирования *T. atroviride* показали, что состав среды оказывает сильное статистически значимое влияние на физиологию данного штамма-антагониста. Согласно данным морфометрии, на КГА наблюдалось наиболее быстрое радиальное разрастание мицелия культивируемого штамма (табл. 8).

Таблица 8. Влияние вида питательной среды на мицелиальный рост и конидиогенез *T. atroviride*

Питательная среда	Диаметр колонии, мм		Линейная скорость роста (по диаметру), мм/сут.	Продуктивность, кон./см ²
	24 ч	72 ч		
КГА	11±4	101±1	45±2	3,2±0,3·10 ⁷
Бобовый агар	11±3	92±3	41±1	4,9±0,3·10 ⁷
Чапека	6±0	82±1	38±0	2,2±0,2·10 ⁷

При этом практически сопоставимую динамику линейного роста данного штамма обеспечивало его культивирование на отваре гороха, который, согласно нашим предыдущим опытам, оказался подходящей питательной средой для различных штаммов *Trichoderma* spp. (Стариков, Домрачева, Скугорева, 2022).

На всех питательных средах процесс конидиогенеза начался практически одновременно, а именно по прошествии 72 часов культивирования при 24 °С (рис. 16).

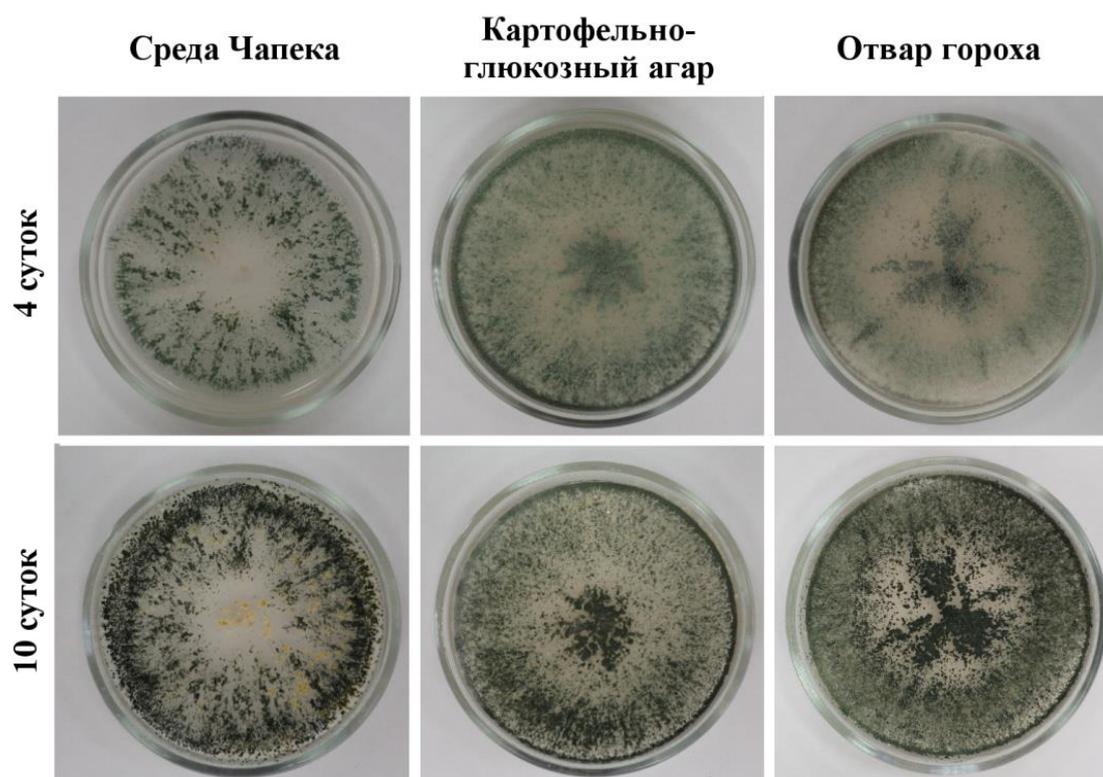


Рисунок 16. Рост штамма К-01П *T. atroviride* на агаризованных средах

Несмотря на довольно малый разброс показателей линейной скорости роста штамма в опыте, существенные различия были выявлены по показателю выхода конидий с единицы площади питательной среды. Культура *T. atroviride* на бобовом агаре по удельному числу продуцируемых конидий в 1,5 и 2,4 раза соответственно превосходила культуры на КГА и среде Чапека (табл. 8, рис. 16). В перспективе результаты данного опыта могут быть актуальны при разработке технологии культивирования микромицетов *Trichoderma* spp. для создания промышленных образцов биопрепаратов.

3.7. Биоконтрольные свойства комплексов *T. atroviride* К-01П и diaзотрофов

В ранее проведенных исследованиях методом встречных культур была доказана способность *T. atroviride* К-01П к подавлению мицелиального роста фитопатогена *F. culmorum* P/з-16 (Стариков, Домрачева и др., 2025). Также показано, что внесение в почву ЦБ *F. muscicola* 300 в условиях инфекционного фона *F. culmorum* способствует снижению уровня окислительного стресса у растений *Melissa officinalis* L. (Фокина и др., 2022). В настоящем исследовании мы сосредоточили внимание на сравнении биоконтрольного потенциала комплексов *T. atroviride* с бактериями-диазотрофами и монокультур исследуемых штаммов на проростках мягкой яровой пшеницы.

Согласно полученным результатам, во всех вариантах с заражением почвы фузариумом и последующим посевом пшеницы отмечалось снижение длины (>18,8 %) и массы (>26,6 %) побега в сравнении с контролем (стерильная почва), что свидетельствует о токсическом действии *F. culmorum* P/з-16 на проростки (табл. 9).

Таблица 9. Показатели роста проростков яровой пшеницы сорта Баженка в модельном опыте (7 сут. с момента посева)

Вариант	Всхожесть, %	Длина побега, мм	Сухая масса, мг	
			1-го побега	всех побегов
Контроль	100,0±0	130,1±4,5	12,20±0,41	244,00±8,18
<i>F. culmorum</i>	78,3±20,8	82,0±26,9	5,78±0,97	92,33±36,69
<i>F. culmorum</i> + <i>F. muscicola</i>	93,3±5,8	93,2±12,4	9,19±1,50	171,00±32,36
<i>F. culmorum</i> + <i>A. chroococcum</i>	80,0±8,7	89,1±13,9	7,21±1,41	117,00±36,43
<i>F. culmorum</i> + <i>T. atroviride</i>	75,0±13,2	70,3±2,6	6,21±0,20	93,33±17,62
<i>F. culmorum</i> + <i>A. chroococcum</i> + <i>T. atroviride</i>	83,3±10,4	93,1±18,8	7,94±0,59	133,00±24,52
<i>F. culmorum</i> + <i>T. atroviride</i> + <i>F. muscicola</i>	70,0±13,2	74,0±9,6	7,58±0,86	104,67±8,08
<i>F. culmorum</i> + <i>A. chroococcum</i> + <i>F. muscicola</i>	80,0±15,0	81,5±14,4	7,00±0,41	112,00±20,66
<i>F. culmorum</i> + <i>A. chroococcum</i> + <i>T. atroviride</i> + <i>F. muscicola</i>	91,7±5,8	105,7±13,0	8,73±0,56	159,67±8,14
НСР _{0,95}	–	25,365	1,549	43,935

Внесение исследуемых штаммов в условиях инфекционного фона не привело к достоверным изменениям показателей всхожести и длины побега относительно варианта с монокультурой *F. culmorum*. Но при интродукции в почву *F. muscicola* и комплекса *T. atroviride* + *A. chroococcum* + *F. muscicola* сухая масса побега возросла на 59,0 и 50,8 % относительно варианта с инфекцией без внесения триходермы и diaзотрофов. Кроме того, микробы-интродуценты вызывали снижение инфекционной нагрузки на проростки, что выражалось в уменьшении степени развития корневых гнилей относительно варианта с монокультурой *F. culmorum* (рис. 17).

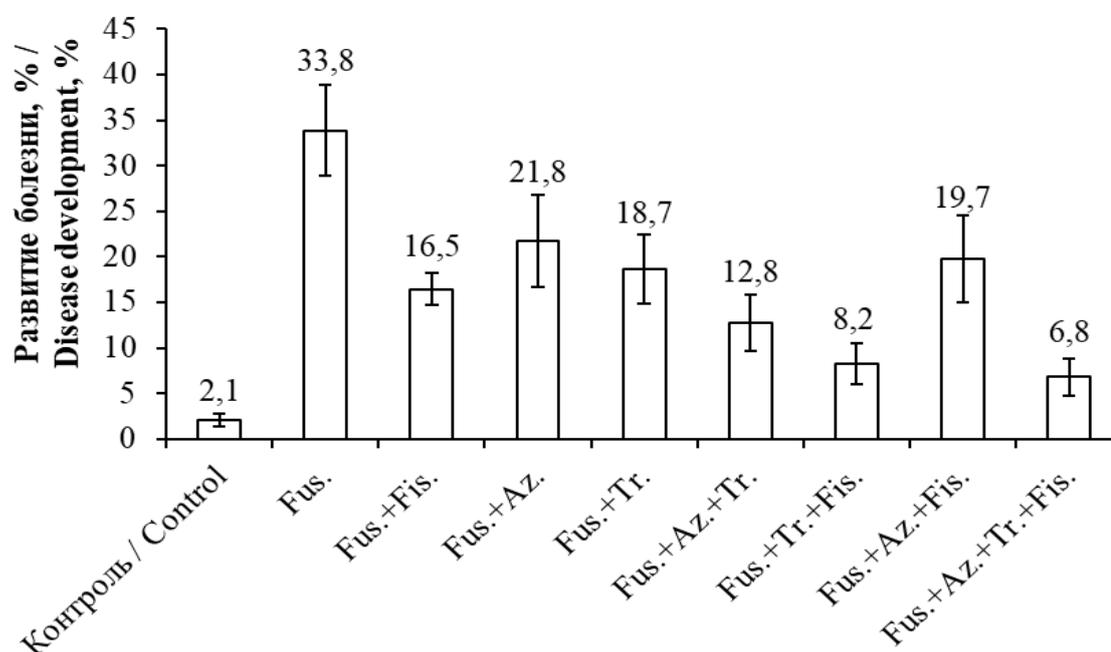


Рисунок 17. Степень развития корневых гнилей в вариантах модельного опыта ($HC_{0,95} = 5,897$). Fus. – *F. culmorum*; Az. – *A. chroococcum*; Tr. – *T. atroviride*; Fis. – *F. muscicola*. Планки погрешностей отражают значения стандартного отклонения

Интродукция всех исследуемых штаммов-антагонистов по отдельности, а также комплекса *A. chroococcum* + *F. muscicola* показала сопоставимое защитное действие от поражения инфекцией: развитие корневых гнилей у 7-дневных проростков было в 1,55–2,05 раза ниже, чем в варианте с монокультурой *F. culmorum*. В случае бинарных комплексов с *T. atroviride* и инокулянта *T. atroviride* + *A. chroococcum* + *F. muscicola* наблюдали ещё более низкое развитие болезни, причём наиболее эффективны в этом отношении оказались

комплексы *T. atroviride* + *F. muscicola* и *T. atroviride* + *A. chroococcum* + *F. muscicola* (снижение развития корневых гнилей в 4,12 и 4,97 раза соответственно). В варианте *T. atroviride* + *A. chroococcum* + *F. muscicola* также выявили достоверную прибавку (+67,34 г, или 72,9 %) по общей массе проростков относительно варианта с инокуляцией почвы монокультурой фитопатогена (табл. 9). Коэффициент корреляции между развитием корневых гнилей и сухой массой побега составил $r = -0,78$ (при $p \geq 0,95$), между развитием корневых гнилей и общей массой побегов – $-0,69$, что соответствует сильной отрицательной связи.

В настоящее время известно о способности грибов рода *Trichoderma*, а также ЦБ *F. muscicola* и штаммов *Azotobacter* spp. продуцировать активные метаболиты, подавляющие развитие фитопатогенов рода *Fusarium* (Домрачева, 2005; Nagaraja et al., 2016; Guzmán-Guzmán et al., 2025). Известно, что *F. culmorum* является одним из агрессивных патогенов злаковых в условиях умеренной климатической зоны (Орина и др., 2016). Среди штаммов *T. atroviride* выявлен изолят BC0584, улучшающий всхожесть семян кукурузы (*Zea mays* L.), заражённых патогенами *Fusarium avenaceum* и *F. culmorum* (Coninck et al., 2020). Отмечается способность представителей *T. atroviride* активизировать синтез антиоксидантных ферментов и фенолов в тканях пшеницы (*Triticum durum* Desf. и *T. aestivum* L.), обеспечивающих индуцированную устойчивость растений к поражению *F. culmorum* (Belhadj Benyahia et al., 2020). Среди *Azotobacter* spp. выявлен штамм Azt 31 *A. salinestrus*, проявляющий антагонизм к *F. culmorum* как в условиях опыта *in vitro* с двойными культурами, так и при инокуляции семян кукурузы (*Z. mays* L.), сорго (*Sorghum bicolor* L.) и пшеницы (*T. aestivum* L.) (Nagaraja et al., 2022). Активность в отношении данного фитопатогена проявляют и некоторые виды ЦБ. В частности, в модельном опыте показано, что при внесении в почву спор *F. culmorum* добавление ЦБ *Nostoc commune*, *Nostoc paludosum* и *Microchaeta tenera* вызвало супрессивный эффект в отношении гриба, что проявилось в полном исчезновении мицелия фитопатогена через 7 сут. инкубации (Домрачева и др., 2009). Отмечается, что ЦБ *F. muscicola* 300 обладает биопротекторными свойствами: её ассоциация с *N. commune* и *N. paludosum*

проявила биоконтрольное действие, значительно сократив количество пропагул (в 3,7 раза) и длину мицелия фитопатогена *F. culmorum* (в 12,7 раза) (Фокина и др., 2020). Таким образом, наше исследование расширяет имеющиеся представления о биоконтрольном потенциале микромицетов рода *Trichoderma* и diaзотрофов в отношении грибных фитопатогенов рода *Fusarium*.

3.8. Влияние микробной инокуляции семян пшеницы на биологическую активность ризосферной почвы и биохимические показатели растений

3.8.1. Биологическая активность ризосферной почвы

При проведении лабораторного опыта установлено, что обработка семян пшеницы суспензиями, содержащими *Azotobacter chroococcum* РП-22 и *Fischerella muscicola* 300, привела к значимому повышению уровня потенциальной эмиссии углекислого газа и потенциальной активности азотфиксации. Так, введение в почвенный микробиом *A. chroococcum* и *F. muscicola* вызывает возрастание показателя потенциальной активности азотфиксации от 52,1 при введении ЦБ до 73,8% в случае тройного инокулянта. В то же время при инокуляции монокультурой *T. atroviride* все исследуемые показатели азотфиксирующей активности почвы остаются на уровне контроля (табл. 10).

Таблица 10. Влияние предпосевной инокуляции семян пшеницы на активность азотфиксации и эмиссию CO₂ из ризосферной почвы

Вариант	Азотфиксация, нг C ₂ H ₄ /(г сут.)		Эмиссия CO ₂ , мкг CO ₂ /(г сут.)	
	Актуальная	Потенциальная	Актуальная	Потенциальная
Контроль	1,6±0,5	874±138	32,4±3,9	463,9±23,3
Фунгицид «Максим»	2,0±0,7	1050±257	30,9±4,7	467,1±29,2
<i>T. atroviride</i>	1,7±0,5	987±129	27,7±2,8*	435,5±21,4*
<i>T. atroviride</i> + <i>F. mus.</i>	1,8±0,5	1329±187*	31,2±3,1	504,1±26,3*
<i>T. atroviride</i> + <i>A. chr.</i>	1,6±0,4	1391±125*	33,3±5,2	506,3±16,3*
<i>T. atr.</i> + <i>A. chr.</i> + <i>F.mus.</i>	1,6±0,3	1519±304*	40,0±6,7*	535,5±31,5*

Примечание: *T. atr.* – *T. atroviride* К-01П, *F. mus.* – *F. muscicola* 300; *A. chr.* – *A. chroococcum* РП-22; * значимое отличие от контроля, «±» – стандартное отклонение

Это свидетельствует о существенном вкладе штаммов-интродуцентов *A. chroococcum* РП-22 и *F. muscicola* 300 в биохимические процессы цикла азота в почве. При этом известно, что микромицеты рода *Trichoderma* благодаря гидролитической деятельности, связанной с разложением растительных

полимеров, стимулируют азотфиксацию. В частности, показана способность *T. asperellum* к усилению азотфиксирующей активности бактерии *Bacillus cereus var. mycoides* в 2–4 раза при инокуляции штаммов в почву, содержащую целлюлозу или остатки топинамбура (Кураков и др., 2006).

Эмиссия углекислого газа напрямую связана с процессом секвестрации органического углерода в почве и в первую очередь обусловлена активностью микробов-гидролитиков: углекислый газ, выделяемый из почвы, влияет на стимуляцию процесса фотосинтеза у высших растений. Так, например, было показано, что биопрепараты на основе *Trichoderma viride* и *Pseudomonas aureofaciens* за счет усиления эмиссии CO₂ почвой способствуют увеличению накопления запасов гумуса в почве более чем в 2 раза (Масютенко и др., 2024). В нашем исследовании отмечается, что на слабогумусной дерново-подзолистой почве с очень низким содержанием азота монокультура *T. atroviride* не оказывает положительного влияния на процесс эмиссии углекислого газа. Напротив, в этом варианте опыта наблюдается определенное снижение актуальной и потенциальной эмиссии CO₂ в опыте на 14,7 и 6,1% соответственно (табл. 10). Лишь при коинокуляции с diaзотрофами происходит достоверное усиление этого биохимического процесса. Показатель потенциальной эмиссии углекислого газа на 8,7–9,1% возрастал в случае бинарной инокуляции *T. atroviride* + *F. muscicola* и *T. atroviride* + *A. chroococcum*. Причём интродукция тройного инокулянта в почву, помимо увеличения потенциальной эмиссии CO₂ на 15,4%, существенно повлияла и на актуальную эмиссию углекислого газа, увеличив ее на 23,2% к контролю. Предполагаем, что бактерии-азотфиксаторы способствуют улучшению азотного и углеродного питания микромицета и микробиома в целом, тем самым усиливая эмиссию CO₂.

3.8.2. Мультисубстратное тестирование ризосферного микробиома

Использование мультисубстратного тестирования (МСТ) для изучения изменений функционального биоразнообразия микробного сообщества почвы и для характеристики его отклика на микробную интродукцию позволило

определить показатели, характеризующие состояние микробного сообщества ризосферной почвы (табл. 11, табл. 12, рис. 18).

Коэффициент рангового распределения спектров потребления субстратов (d) (Горленко, Кожевин, 2005) является наиболее информативной характеристикой устойчивости микробного сообщества почв. Согласно этой оценке, микробные сообщества ризосферной почвы в контроле, а также после инокуляции бинарными комплексами (*T. atroviride* + *F. muscicola* и *T. atroviride* + *A. chroococcum*) характеризуются как устойчивые, а остальные варианты опыта относятся к микробным сообществам в кризисном и угнетенном состояниях. Значения индексов Шеннона (H) и индексов выровненности (E) оставались близки к контрольным значениям (табл. 11).

Таблица 11. Параметры функционального разнообразия и потенциальной метаболической активности микробных сообществ в ризосфере пшеницы

Вариант	Параметр функционального состояния микробного сообщества				
	d	N	W	E	H
Контроль	0,416*	42	1746	0,984	5,30
Фунгицид «Максим»	0,707	45	1673	0,981	5,39
<i>T. atroviride</i>	0,680	44	1647	0,976	5,33
<i>T. atroviride</i> + <i>F. mus.</i>	0,473	42	1760	0,979	5,27
<i>T. atroviride</i> + <i>A. chr.</i>	0,503	42	1664	0,981	5,29
<i>T. atr.</i> + <i>A. chr.</i> + <i>F. mus.</i>	0,877	47	1697	0,966	5,36

* В таблице приведены средние значения показателей; d – коэффициент устойчивости микробных сообществ, N – количество потребляемых субстратов, W – метаболическая активность, E – выровненность, H – индекс Шеннона

Метаболическая активность микробного сообщества (W) характеризует среднюю интенсивность потребления субстратов. Этот показатель варьирует в пределах доверительного интервала по вариантам опыта (табл. 12).

Функциональное биоразнообразие сообщества N рассчитывается по формуле: $N = (N/N_{\text{макс}} \cdot 100)$, где $N_{\text{макс}}$ — число использованных субстратов. Данный показатель в случае бинарных инокулянтов соответствует контрольному значению. Под действием микробного комплекса *T. atroviride* + *A. chroococcum* + *F. muscicola* увеличивается спектр потребляемых субстратов, таким образом, расширяются метаболические возможности микробиома (табл. 12, рис. 18).

Таблица 12. Потребление (оптическая плотность в лунках МСТ-планшета) номинальных групп субстратов микробными сообществами

Вариант	Оптическая плотность, усл. ед.							
	П	Г	О	С	А	ОК	Пм	ААН
Контроль	957*	1017	1299	1309	1291	798	1210	385
Фунгицид «Максим»	1248	696	1290	1110	1272	1303	814	642
<i>T. atroviride</i>	949	588	1160	1516	1300	897	598	1317
<i>T. atroviride</i> + <i>F. mus.</i>	1012	961	1467	1559	1176	819	821	804
<i>T. atroviride</i> + <i>A. chr.</i>	1019	824	1198	1314	1173	1027	946	494
<i>T. atr.</i> + <i>A. chr.</i> + <i>F. mus.</i>	1223	920	1744	1215	1255	908	694	677

* В таблице приведены средние значения показателей; П – пентозы, Г – гексозы, О – олигосахариды, С – спирты, А – аминокислоты, ОК – соли органических кислот, Пм – полимеры, ААН – амины, амиды, нуклеозиды

Инокуляция семян *T. atroviride* увеличивает потребление азотсодержащих компонентов в ризосфере в 3,4 раза относительно контроля. Трехкомпонентный инокулянт вызывает возрастание потребления олигосахаридов на 34%. В целом метаболический профиль сообщества в результате предпосевной обработки семян микробными культурами существенно не нарушился.

По результатам кластерного анализа выделяются 2 группы опытных вариантов, различающиеся по микробиологической активности в ризосфере. Максимальное сходство с контролем демонстрирует комплекс *T. atroviride* + *F. muscicola*, а инокуляция монокультурой *T. atroviride* наиболее близка к действию химического протравителя (рис. 18).

Результаты мультисубстратного тестирования показали, что, несмотря на угнетённое состояние микробиома почвы, под действием комплекса *T. atroviride* + *A. chroococcum* + *F. muscicola* его метаболические возможности значительно расширяются. Такое противоречие можно объяснить малым возрастом системы растение–микробиом и ее активным изменением на начальных этапах онтогенеза пшеницы.

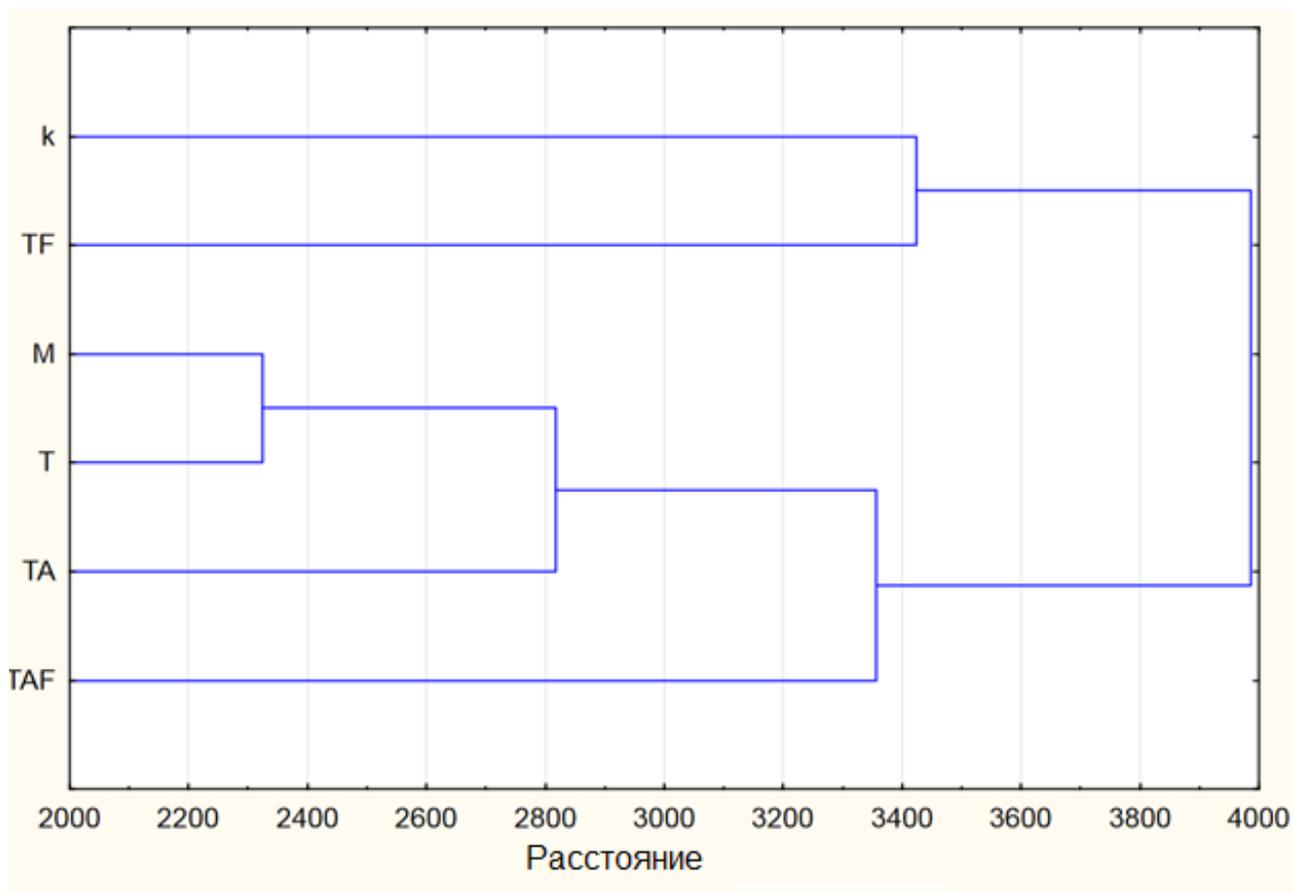


Рисунок 18. Результат кластерного анализа (метод Варда, евклидово расстояние) спектра потребляемых субстратов: К – контроль; М – фунгицид «Максим»; Т – *T. atroviride* К-01П; А. – *A. chroococcum* РП-22; F. – *F. muscicola* 300

3.8.3. Пигментный фонд растений и уровень окислительного стресса

По-видимому, усиление процессов эмиссии углерода и азотфиксации благотворно воздействует на пигментный фонд проростков пшеницы. Положительное воздействие микробных инокулянтов на пшеницу выразалось в возрастании пула пигментов фотосинтеза в листьях, которое детектировалось лишь в случае бинарного (*T. atroviride* + *F. muscicola*) и тройного инокулянтов: увеличение содержания хлорофиллов *a* и *b* и каротиноидов наблюдалось на уровне 12,5–18,0% (табл. 13). При этом различия в соотношении хлорофиллов *a* и *b* в вариантах опыта оказались статистически незначимыми.

Таблица 13. Влияние предпосевной инокуляции семян пшеницы на пигментный фонд растений, концентрацию малонового диальдегида в листьях и сухую биомассу побега

Вариант	Пигменты, мг/г сырой массы			Концентрация МДА, мкмоль/г сырой массы	Сухая биомасса побега, г
	хлорофилл <i>a</i>	хлорофилл <i>b</i>	каротиноиды		
Контроль	1,402±0,013	0,402±0,005	0,455±0,006	0,0305±0,0015	0,0509±0,0085
Фунгицид «Максим»	1,431±0,004*	0,402±0,009	0,467±0,008	0,0282±0,0026	0,0508±0,0062
<i>T. atroviride</i>	1,361±0,005*	0,395±0,006	0,449±0,001	0,0248±0,0041*	0,0528±0,0042
<i>T. atroviride</i> + <i>F. mus.</i>	1,601±0,018*	0,453±0,016*	0,512±0,009*	0,0241±0,0013*	0,0541±0,0054
<i>T. atroviride</i> + <i>A. chr.</i>	1,450±0,030*	0,402±0,036	0,460±0,013	0,0251±0,0010*	0,0543±0,0066
<i>T. atr.</i> + <i>A.chr.</i> + <i>F.mus.</i>	1,632±0,007*	0,460±0,003*	0,537±0*	0,0234±0,0022*	0,0501±0,0024

* Значимое отличие от контроля, «±» – стандартное отклонение

Во всех вариантах с микробной инокуляцией отмечалось снижение уровня окислительной активности в листьях пшеницы, что выражается в уменьшении концентрации малонового диальдегида (МДА). Инокуляция семян монокультурой *T. atroviride* обеспечила снижение уровня МДА на 23,0%, что сопоставимо с влиянием комплекса *T. atroviride* + *A. chroococcum* (+21,5% к контролю). Комплекс *T. atroviride* + *F. muscicola* и тройной инокулянт снизили концентрацию МДА на 26,6 и 30,3% соответственно (табл. 2). Достоверного влияния микробной инокуляции на сухую биомассу наземной части растений в фазу 3-х листьев выявлено не было.

Таким образом, в ходе данного исследования установлена способность микробных комплексов *Trichoderma atroviride* К-01П с *Azotobacter chroococcum* РП-22 и *Fischerella muscicola* 300 увеличивать интенсивность процессов азотфиксации и эмиссии углекислого газа в почве ризосферы яровой мягкой пшеницы. Согласно данным, полученным методом МСТ, под действием микробной композиции *T. atroviride* К-01П + *A. chroococcum* РП-22 + *F. muscicola* 300 возрастает спектр потребляемых микроорганизмами субстратов. Показано, что при инокуляции семян пшеницы *T. atroviride* и его комплексами с диазотрофами существенно снижается накопление МДА в наземной части растений. Также наблюдается возрастание пула пигментов фотосинтеза при

инокуляции семян комплексом *T. atroviride* К-01П + *F. muscicola* 300, а также тройным инокулянтом (Старииков, Костина и др., 2025).

3.9. Эффективность микробных инокулянтов в полевых опытах при выращивании пшеницы

Проведение лабораторных опытов с микромицетом *T. atroviride* К-01П и ЦБ *F. muscicola* 300 показало, что монокультуры этих штаммов, а также их комплекс не проявляют фитотоксичности в отношении проростков *Triticum aestivum*. При этом в серии ранее проведённых опытов *in vitro* показана высокая антифунгальная активность *T. atroviride* К-01П. Ранее в полевых условиях была доказана агрономическая ценность ЦБ *F. muscicola* 300 (Домрачева и др., 2019). Вследствие этого данные штаммы выбраны нами для проведения полевых испытаний. Целью мелкоделяночных полевых испытаний служило получение более надёжных оценок агробиотехнологического потенциала этих культур в условиях климата Европейского Северо-Востока России.

Погодные условия. Согласно информации о погоде, полученной с метеостанций города Кирова, в полевой сезон как 2022, так и 2023 г. среднемесячная температура существенно не отличалась от средних показателей (рис. 19).

При этом 2022 и 2023 гг. оказались контрастными по суммарному количеству осадков в период вегетации пшеницы. В 2022 г. наблюдалось избыточное увлажнение, а 2023 г. оказался засушливым (рис. 20).

В целом период вегетации пшеницы от всходов до полной спелости в 2022 г. можно охарактеризовать как избыточно увлажнённый (ГТК = 1,98), а сезон 2023 г. как достаточно увлажнённый (ГТК = 1,58). Но на протяжении роста растений в оба года, особенно в 2023 г., наблюдалась высокая контрастность климатических факторов на разных этапах онтогенеза пшеницы: условия колебались от очень засушливых до избыточно увлажнённых (Шешегова и др., 2024). В частности, в 2022 и 2023 гг. стадия налива зерна приходилась на период сухой и жаркой погоды (ГТК = 0,86; 0,80). Аналогичные экстремальные условия складывались в 2023 г. в период от всходов пшеницы до выхода растений в

трубку (ГТК = 0,87; 0,64). При этом последующий вегетативный рост, закладка генеративных органов, колошение и цветение происходили в условиях избыточного и достаточного увлажнения в оба года наблюдений (табл. 14).

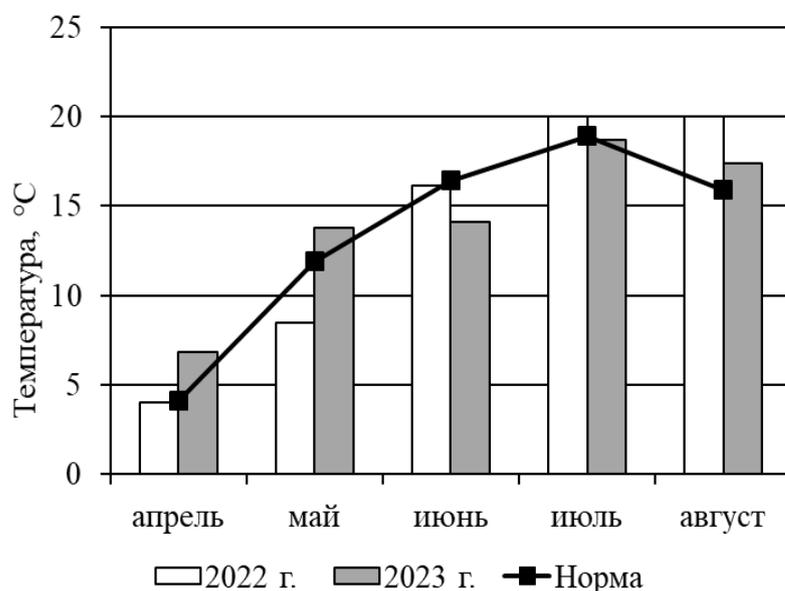


Рисунок 19. Среднемесячная температура воздуха за полевой сезон 2022–2023 гг. на исследуемой территории (г. Киров)

(по данным <http://www.pogodaiklimat.ru/history/27199.htm>, 2024)

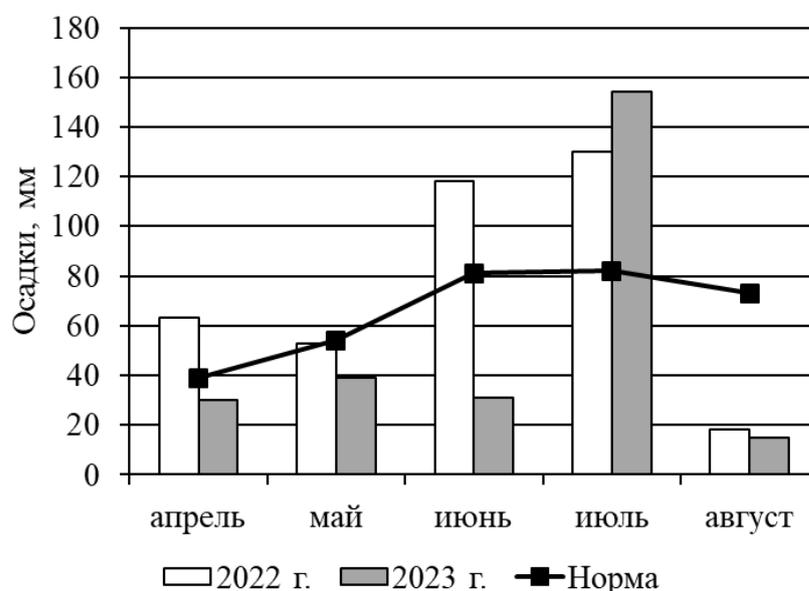


Рисунок 20. Сумма осадков за полевой сезон 2022–2023 гг. на исследуемой территории (г. Киров)

(по данным <http://www.pogodaiklimat.ru/history/27199.htm>, 2024)

Таблица 14. Уровень ГТК в динамике развития растений яровой пшеницы

Межфазный период	2022 г.	2023 г.
Посев – всходы	1,10	1,76
Всходы – кущение	4,66	0,87
Кущение – выход в трубку	1,29	0,64
Выход в трубку – флаг-лист	1,38	5,23
Флаг-лист – колошение (цветение)	2,85	1,44
Конец цветения – молочная спелость	0,86	0,80
Всходы – полная спелость	1,98	1,58

Результаты. В 2022–2023 гг. мелкоделяночных опытов оценивали характер развития и проявления корневых гнилей у исследуемых растений (Шешегова и др., 2024). Неоднозначный уровень проявления корневых гнилей у сорта Баженка косвенно свидетельствует о том, что существенные флуктуации погодных условий оказывали специфичное влияние на микроорганизмы-интродуценты, а также на их взаимодействие с растениями в ризосфере. Степень поражения растений корневыми гнилями в 2023 году практически вдвое превышала этот показатель в предыдущем сезоне (рис. 21).

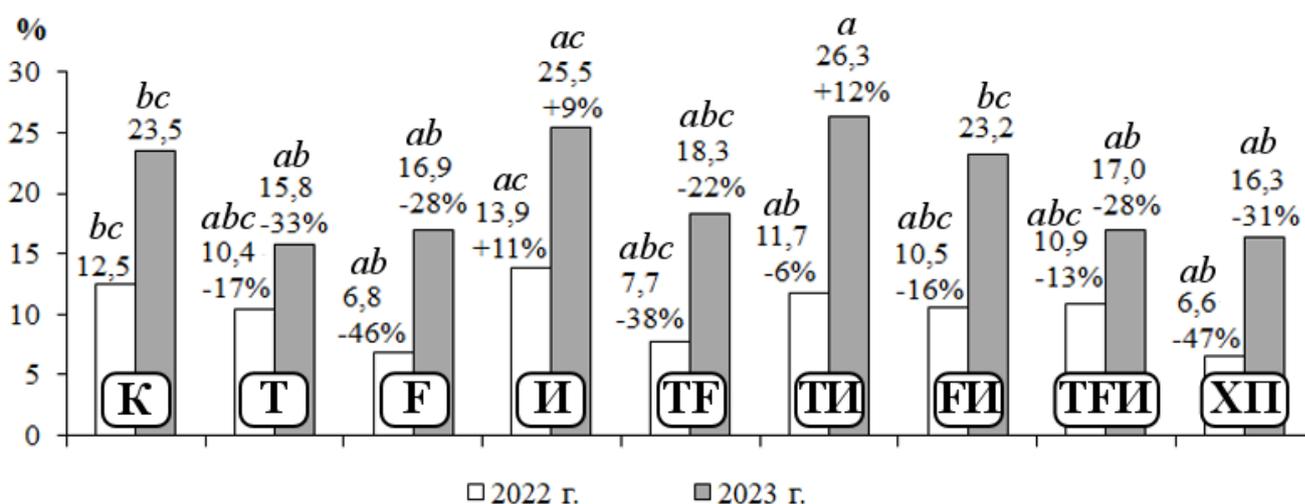


Рисунок 21. Влияние предпосевной обработки на развитие корневых гнилей (%), значения НСР_{0,95}: 2022 г. – 0,8; 2023 г. – 1,5. К – контроль, Т – *T. atroviride*, F – *F. muscicola*, И – *F. culmorum*, XII – химический препарат («Максим»).

Примечание: *a* – значимое отличие от контроля К (без инокуляции); *b* – значимое отличие от отрицательного контроля И (*F. culmorum*); *c* – значимое отличие от эталонного варианта XII («Максим»). В процентах – различия показателей с контролем (К)

Резкие переходы от дефицита почвенной и атмосферной влаги к её избытку, по-видимому, ослабляли иммунитет растений пшеницы. Кроме того, экстремальные погодные условия в виде продолжительных периодов засух и обильных осадков усиливают развитие гембиотрофов, к которым относятся и возбудители фузариоза, снижают вклад генотипа в изменчивость неспецифической устойчивости к патогенам (Афанасенко, 2005), а также в целом сильно воздействуют на метаболическую активность микробов (Левитин, 2015).

Предпосевная обработка семян суспензиями *T. atroviride* К-01П и *F. muscicola* 300 в целом оказывала положительное влияние на устойчивость корневой системы пшеницы к поражению фитопатогенами. Инокуляция семян ЦБ *F. muscicola*, а также комплексом *T. atroviride* + *F. muscicola* существенно снижала развитие корневых гнилей в оба года (минус 22–48% относительно контроля). При применении *T. atroviride* наибольшее снижение заболеваемости (минус 33 % относительно контроля) отмечалось только в 2023 г., а в 2022 г. этот эффект был в два раза ниже (минус 17%). Предположительно, в неблагоприятных условиях вегетации *T. atroviride* К-01П проявляет более сильное защитное действие. Данная тенденция сохранялась также в условиях повышенного инфекционного фона. В 2023 г. монокультуры *T. atroviride* К-01П и *F. muscicola* 300 не уступали по биоконтролю инфекции их бинарным микробным комплексам. При этом комплекс *T. atroviride* + *F. muscicola* в отличие от монокультур штаммов-антагонистов в условиях искусственного инфекционного фона показал более высокую эффективность в оба года исследований в сравнении с отрицательным контролем.

Как правило, изменение влажности среды ведёт и к изменению межорганизменных взаимоотношений от нейтрального сосуществования до одностороннего или взаимного антагонизма. До этого же отмечалось, что для патогена *F. culmorum* наиболее благоприятной является влажность почвы около 20% от полной влагоёмкости (водный потенциал -4,3 бара) (Шахназарова и др., 1999). Возможно, сезонные колебания увлажнённости почвы в ризосфере и ризоплане растений в 2023 г. приводили к подавлению и, вероятно, гибели

интродуцированного *F. culmorum* P-3/16 и подавлению его вирулентности, особенно под влиянием комплекса *T. atroviride* + *F. muscicola*. Стоит отметить, что на естественном фоне инфекции (пул природных почвенных фитопатогенов) антагонистическая активность монокультур *T. atroviride* и *F. muscicola* почти не уступала бинарным комплексам. В то же время в 2023 г. на искусственном инфекционном фоне комплекс *T. atroviride* + *F. muscicola* обладал более сильным защитным эффектом, чем монокультуры. Действие наиболее эффективных микробных комплексов было сопоставимо с защитным эффектом химического фунгицида «Максим» по биологическому контролю корневых гнилей вне зависимости от уровня фузариозной инфекции и факторов среды.

В вариантах опыта в оба года вегетации высота растений варьировала незначительно, что свидетельствует об отсутствии влияния микробных инокулянтов на данный признак (рис. 22).

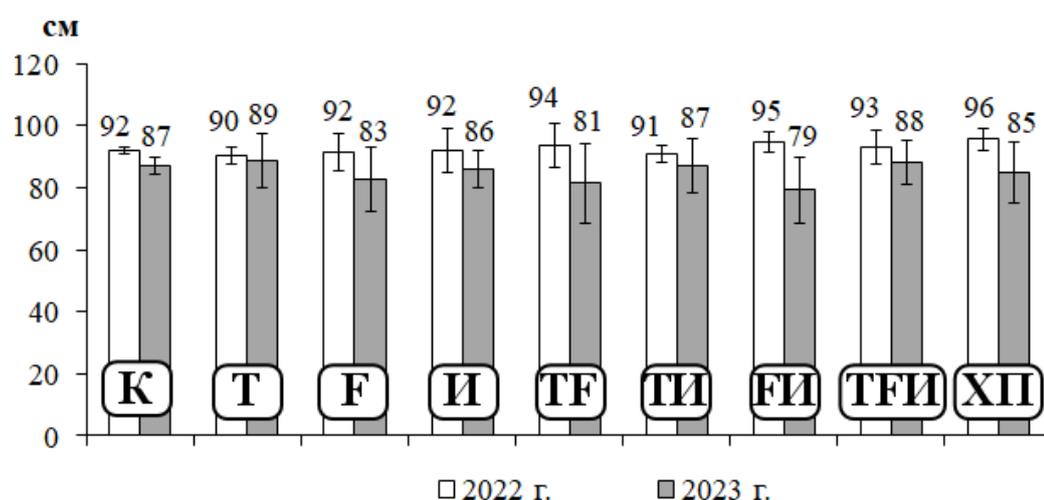


Рисунок 22. Высота растений яровой пшеницы в вариантах опыта (см): К – контроль, Т – *T. atroviride*, Ф – *F. muscicola*, И – *F. culmorum*, ХП – химический препарат («Максим»). Планки погрешностей отражают значения стандартного отклонения

Отмечается, что высота взрослых растений пшеницы, согласно сопоставлению средних значений, была выше в 2022 г., но все изменения этого признака по вариантам в зависимости от года опыта не являются статистически достоверными. Согласно анализу данных по выживаемости растений к уборке, в

экстремальном 2023 году, в сравнении с предшествующим ему сезоном, меньший процент растений сохранялся к моменту окончания вегетации (рис. 23). При этом значимых достоверных различий между выживаемостью яровой пшеницы в зависимости от инокуляции выявлено не было.

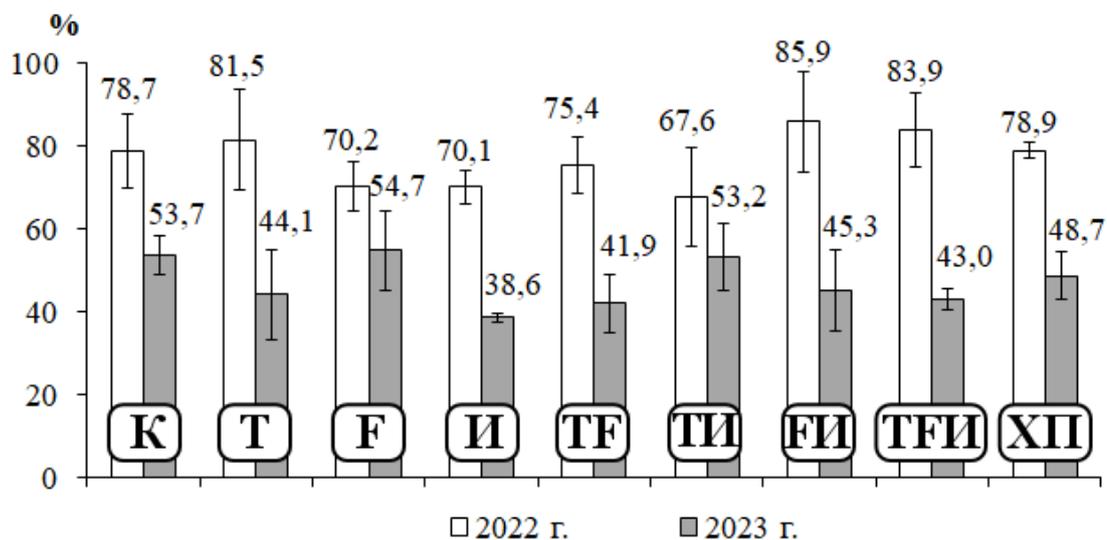


Рисунок 23. Выживаемость растений к уборке в вариантах опыта (%): К – контроль, Т – *T. atroviride*, F – *F. muscicola*, И – *F. culmorum*, ХП – химический препарат («Максим»). Планки погрешностей отражают значения стандартного отклонения

В мелкоделяночном опыте 2022 и 2023 гг. было показано, что вегетационные условия оказывают существенное влияние на продуктивность яровой пшеницы сорта Баженка. Примечательно, что урожайность данного сорта в контроле варьировала практически вдвое при сравнении показателей за 2022 и 2023 гг. (2022 г. – 365,7 г/м² и 2023 г. – 181,3 г/м²) (рис. 24). Пределы варьирования урожайности по годам и вариантам опыта также могут указывать на избирательное действие абиотических факторов в отношении растительно-микробных взаимодействий штаммов-интродуцентов и растения-хозяина.

В относительно благоприятный сезон 2022 года максимальная достоверная прибавка урожайности в опыте (на 14–22% или 52,3–80,5 г/м²) достигалась при инокуляции семян монокультурой *T. atroviride* (+20%), что было сопоставимо с эффектом химического препарата, обеспечившего прибавку на 22%, а также при

использовании микробного комплекса на основе *T. atroviride* + *F. muscicola* (+14%). Примечательно, что даже на искусственном фоне фузариозной инфекции штамм-антагонист *T. atroviride* обеспечил относительно высокую прибавку урожайности (+17% или 58,3 г/м²).

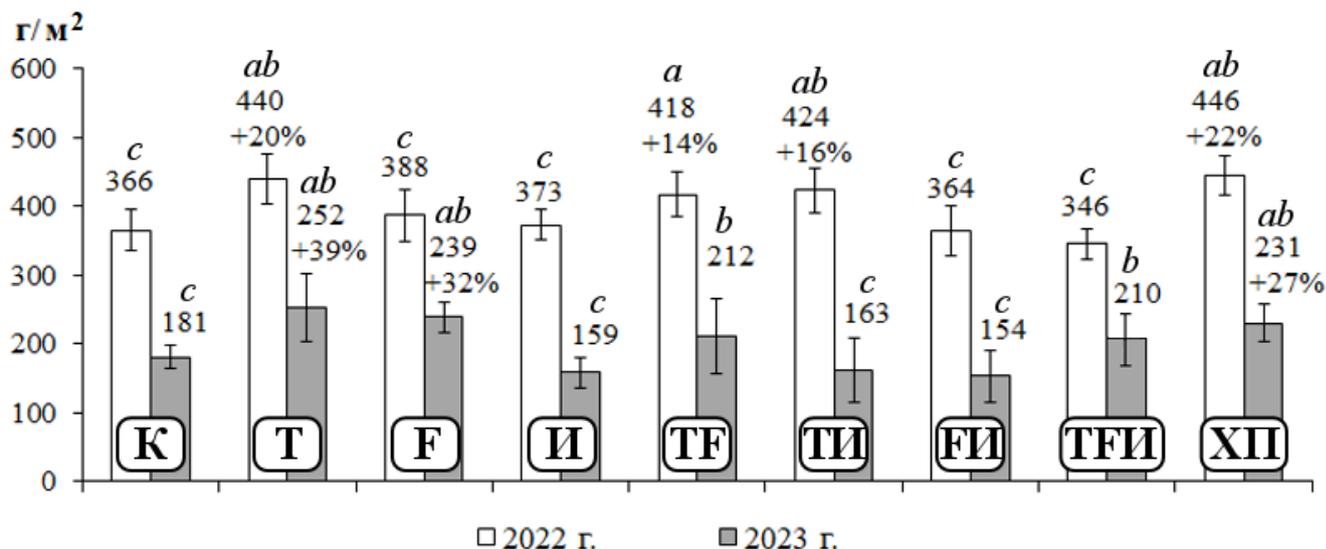


Рисунок 24. Влияние предпосевной обработки на урожайность пшеницы (г/м²), значения НСР_{0,95}: 2022 г. – 49,9; 2023 г. – 32,1. К – контроль, Т – *T. atroviride*, F – *F. muscicola*, И – *F. culmorum*, XII – химический препарат («Максим»).

Примечание: *a* – значимое отличие от контроля К (без инокуляции); *b* – значимое отличие от отрицательного контроля И (*F. culmorum*); *c* – значимое отличие от эталонного варианта XII («Максим»). В процентах – различия показателей с контролем (К). Планки погрешностей отражают значения стандартного отклонения

В контрастных погодных условиях 2023 года наиболее высокую прибавку урожайности в опыте, сопоставимую с действием химического фунгицида «Максим», показала инокуляция семян монокультурами штаммов *T. atroviride* и *F. muscicola* (+39 и +32% к контролю; 252,0 г/м² и 239,1 г/м² соответственно). В варианте опыта, где в качестве инокулянта выступал бинарный комплекс *T. atroviride* + *F. muscicola* нивелировалось негативное влияние искусственного инфекционного фона на признак, что объясняет высокие антагонистические свойства этой микробного инокулянта как агента защиты растений от фузариозной инфекции. По результатам корреляционного анализа достоверная

связь установлена между урожайностью и продуктивностью одного растения ($r = 0,74$), а также сохранностью растений к уборке ($r = 0,73$) (Шешегова и др., 2024). Влияние прочих элементов структуры урожая (продуктивная кустистость, число зёрен в колосе, масса зерна с колоса, масса 1000 зерен) статистически не доказано ($r = 0,49-0,59$).

Таким образом, при использовании в практике земледелия биотехнологически перспективных изолятов *T. atroviride* К-01П и *F. muscicola* 300 стоит учитывать закономерности микробно-растительных взаимодействий, выявленные в процессе полевых исследований. Помимо этого важно принимать во внимание возможное влияние погодных условий и уровня инфекционного фона на эффективность защитного действия данных штаммов-антагонистов.

3.10. Аборигенные микробные комплексы под посевами пшеницы

3.10.1. Фототрофная наземная микробиота

Видовой состав альгоцианофлоры «цветущей» почвы был представлен 24 видами, включая Cyanobacteria – 7; Chlorophyta + Streptophyta – 12; Bacillariophyta – 5. В плане видового разнообразия преобладают зелёные водоросли, что является характерным явлением для пахотных дерново-подзолистых почв Кировской области (Домрачева, 2005). ЦБ представлены безгетероцистными формами (видами pp. *Leptolyngbya* и *Phormidium*). Из диатомей обнаруживаются *Hantzschia amphioxys* и *Luticolamutica* (табл. 15) (Кондакова и др., 2024).

Таблица 15. Видовой состав альгоцианофлоры в вариантах опыта

№	Название видов	Варианты								
		1	2	3	4	5	6	7	8	9
Cyanobacteria										
1	<i>Leptolyngbya angustissima</i> (W.et G.S. West) Anagn.et Kom.	+	+	+	–	+	+	+	–	–
2	<i>Leptolyngbya henningsii</i> Lem.	+	–	+	+	–	+	+	+	+
3	<i>Leptolyngbya foveolarum</i> (Rabenhorst ex Gom.) Anagn.et Kom.	+	+	+	+	+	+	+	+	+
4	<i>Leptolyngbya hollerbachiana</i> (Elenk.) Anagn. et Kom.	+	–	–	–	–	–	–	–	–
5	<i>Leptolyngbya boryana</i> (Gom.) Anagn.et Kom.	–	+	+	–	+	+	+	+	+
6	<i>Phormidium autumnale</i> (Ag.) Gom.	–	+	+	+	+	+	–	+	+
7	<i>Phormidium jadinianum</i> Gom.	–	–	–	–	+	–	+	–	–
Всего Cyanobacteria		4	4	5	3	5	5	5	4	4

Продолжение Таблицы 15

№	Название видов	Варианты								
		1	2	3	4	5	6	7	8	9
Chlorophyta + Streptophyta										
8	<i>Chlamydomonas gloeogama</i> Korsch. in Pasch.	+	–	–	–	–	+	–	+	–
9	<i>Chlorella vulgaris</i> Beijer. var. <i>vulgaris</i>	+	–	+	+	–	–	+	–	+
10	<i>Chlorococcumin fusionum</i> (Schränk) Menegh.	+	+	+	+	+	+	+	+	+
11	<i>Cosmarium anceps</i> Lund	+	–	–	–	–	–	–	–	–
12	<i>Cosmarium</i> sp.	–	–	–	–	–	–	+	+	–
13	<i>Chlorophyta</i> sp.	–	–	+	+	+	+	+	+	+
14	<i>Follicularia paradoxalis</i> Miller	+	+	+	–	+	–	+	+	+
15	<i>Gongrosira debaryana</i> Rabenh.	–	–	–	+	+	–	–	–	–
16	<i>Protosiphon</i> sp.	–	+	+	–	–	+	–	–	–
17	<i>Klebsormidium flaccidum</i> (Kütz.) Silva et al.	+	+	+	+	+	+	+	+	+
18	<i>Klebsormidium nitens</i> (Meneg. in Kütz.) Lokhorst	+	+	+	+	–	–	–	+	+
19	<i>Klebsormidium rivulare</i> (Kütz.) comb. nova	+	–	–	+	–	–	–	–	–
Всего Chlorophyta + Streptophyta		8	5	7	7	5	5	6	7	6
Bacillariophyta										
20	<i>Hantzschia amphioxys</i> (Ehr.) Grun. in Cleve et Grun.	+	+	+	+	+	+	+	+	+
21	<i>Luticolamutica</i> (Kütz.) Mann in Round et al.	+	+	+	+	+	+	+	+	+
22	<i>Navicula pelliculosa</i> (Breb.) Hilse	–	+	–	–	+	–	–	–	–
23	<i>Pinnularia intermedia</i> Lagerst.	+	+	–	–	–	–	–	–	–
24	<i>Pinnularia borealis</i> Ehrenberg	+	+	+	–	+	–	+	–	–
Всего Bacillariophyta		4	5	3	2	4	2	3	2	2
Всего		16	14	15	12	14	12	14	13	12

Примечание: знак «+» указывает на наличие вида, «–» – отсутствие вида. Варианты: 1 – контроль, 2 – *T. atroviride*, 3 – *F. muscicola*, 4 – *F. culmorum*, 5 – *T. atroviride* + *F. muscicola*, 6 – *T. atroviride* + *F. culmorum*, 7 – *F. muscicola* + *F. culmorum*, 8 – *T. atroviride* + *F. muscicola* + *F. culmorum*, 9 – химический препарат («Максим»)

Во всех вариантах отмечались следующие виды: *Leptolyngbya foveolarum*, *Leptolyngbya boryana*, *Klebsormidium flaccidum*, *Chlorococcumin fusionum*, *Hantzschia amphioxys*, *Luticolamutica*.

Практически во всех вариантах преобладающими видами оказались ЦБ *Leptolyngbya foveolarum*, *Leptolyngbya boryana*, *Phormidium autumnale*, а также зелёные водоросли *Klebsormidium flaccidum*, *Chlorococcumin fusionum* (табл. 14).

Значительное совпадение с контролем по составу микрорототрофов имеют следующие варианты: *Fischerella muscicola*, *Trichoderma atroviride*, химический препарат (фунгицид). Сравнение вариантов показало умеренное сходство, за исключением вариантов: *F. muscicola*, *Fusarium* + *Fischerella*; *T. atroviride* и

F. muscicola. Полное сходство состава альгоцианофлоры отмечено в вариантах *F. muscicola* и фунгицид; *Fusarium* + *Trichoderma* + *Fischerella* и фунгицид (табл. 16).

Таблица 16. Коэффициенты Жаккара альго-цианобактериальных комплексов «цветения» почвы

Вариант	Конт-роль	<i>T. atroviride</i>	<i>Fischerella</i>	<i>Fusarium</i>	<i>T. + Fish.</i>	<i>T. + Fus.</i>	<i>Fus. + Fish.</i>	<i>Fus. + T. + Fish.</i>	Фунгицид
Контроль		85,7	92,8	60,0	52,9	60,0	85,7	78,6	91,7
<i>T. atroviride</i>			81,3	36,8	64,7	52,9	55,5	58,8	66,7
<i>F. muscicola</i>				58,8	45,0	68,7	70,6	75,0	100
<i>F. culmorum</i>					44,4	50,0	44,4	56,3	76,9
<i>T. + Fish.</i>						52,9	64,7	50,0	56,3
<i>T. + Fus.</i>							52,9	66,7	64,3
<i>Fus. + Fis.</i>								50,0	78,6
<i>Fus. + T. + Fis.</i>									100
Химический препарат									

Примечание: *T.* – *Trichoderma atroviride*; *Fis.* – *Fischerella muscicola*, *Fus.* – *Fusarium culmorum*.

Определение численности ЦБ и водорослей показало, что во всех вариантах плотность популяций фототрофов достигает нескольких млн кл./см² (табл. 8). Максимальные результаты выявлены в контроле (более 8 млн кл./см²), а также в варианте с тройным комплексом интродуцентов, включающим 2 агрономически полезных штамма (*T. atroviride* и *F. muscicola*) и фитопатоген *F. culmorum* (более 5 млн кл./см²). Минимальная общая численность микрофототрофов характерна для варианта с обработкой семян пшеницы химическим препаратом «Максим», где определяемые показатели в 4 раза ниже контрольных значений.

При сравнении показателей численности по отдельным группам фототрофов, во-первых, стоит отметить очень сильное угнетающее действие на зелёные нитчатые водоросли следующих инокулюмов: *F. culmorum* и сочетания *T. atroviride* + *F. culmorum*, а также химического препарата.

Диатомеи, как и одноклеточные зелёные водоросли, оказались сравнительно нейтральной группой, с небольшими колебаниями численности популяций в разных вариантах.

Цианобактериальная группа оказалась очень чувствительной к действию химического препарата. Также примечательно, что внесение в почву вместе с семенами альгологически чистой культуры ЦБ *F. muscicola* в моно-, бинарной и тройной смеси не привело к активации размножения ЦБ в почве ни в одном варианте по сравнению с контролем.

Изучение структуры поверхностных биоплёнок показало, что только в варианте с внесением монокультуры *F. culmorum* произошёл значительный сдвиг доминирования в сторону ЦБ (с минимальной долей эукариотных водорослей). Не столь существенное, но определённое доминирование ЦБ в сравнении с контролем существует в вариантах с внесением в почву *F. muscicola* как в монокультуре, так и в сочетании с *T. atroviride* (табл. 17, табл. 18).

Таблица 17. Влияние микробов-интродуцентов на численность водорослей и цианобактерий в поверхностных разрастаниях (кл./см³•10⁻³) в сравнении с химическим препаратом

Вариант	Водоросли			Цианобактерии	Всего
	зелёные одноклеточные	зелёные нитчатые	диатомовые		
Контроль	930±200	3000±300	300±15	3870±150	8100±665
<i>T. atroviride</i>	1100±100	1230±30	270±50	2370±230	4970±660
<i>F. muscicola</i>	830±25	1270±200	267±5	2730±500	5097±730
<i>F. culmorum</i>	760±150	170±10	100±0	4170±160	5200±320
<i>T. + Fis.</i>	700±120	1230±150	230±50	3000±140	5160±460
<i>T. + Fus.</i>	630±100	1230±13	230±15	2730±250	4420±495
<i>Fus. + Fis.</i>	930±150	760±16	130±15	1931±200	3751±525
<i>Fus. + T. + Fis.</i>	640±50	2800±400	100±0	2530±250	6070±700
Химический препарат	470±100	470±40	100±0	770±150	1810±350

Примечание: *T.* – *Trichoderma atroviride*; *Fis.* – *Fischerella muscicola*, *Fus.* – *Fusarium culmorum*, наибольшие значения показателей выделены жирным ирифтом.

Определение численности и структуры популяций микрофототрофов показало, что штаммы-интродуценты различным образом влияют на группы аборигенных фототрофов почвы, что проявляется при поверхностном разрастании последних. Во-первых, это отражается в некотором ингибирующем эффекте в сравнении с контролем, причиной которого могут являться определённые типы взаимоотношений аборигенных и интродуцированных штаммов. Однако при этом

не наблюдается того репрессивного эффекта, который оказывает химический препарат.

Таблица 18. Влияние интродуцированных в почву микроорганизмов на структуру фототрофных микробиомов в поверхностных разрастаниях (%)

Вариант	Водоросли	Цианобактерии
Контроль	52,2	47,8
<i>T. atroviride</i>	53,3	46,7
<i>F. muscicola</i>	40,1	59,9
<i>F. culmorum</i>	19,8	80,2
<i>T. + Fish.</i>	41,9	58,1
<i>T. + Fus.</i>	45,0	55,0
<i>Fus. + Fis.</i>	48,5	51,5
<i>Fus. + T. + Fis.</i>	58,3	41,7
Химический препарат	57,5	42,5

Примечание: *T.* – *Trichoderma atroviride*; *Fis.* – *Fischerella muscicola*, *Fus.* – *Fusarium culmorum*.

Таким образом, видовой состав почвенных фототрофных микроорганизмов во всех вариантах опыта обладает достаточно высоким сходством с контролем, что указывает на стабильность сложившегося фототрофного микробиома пахотной почвы. Определение численности и структуры микрофототрофов показало, что интродуцированные микроорганизмы по-разному воздействуют на группы аборигенных почвенных фототрофов, что проявляется при их вегетации на поверхности почвы. В ходе исследования при постановке модельного опыта в оптимальных условиях освещения и влажности выявлен потенциал возможной видовой реализации водорослей и ЦБ и плотности популяции при формировании «цветения» почвы. Полученные результаты однозначно свидетельствуют, что, в отличие от применения химического протравителя, микробная инокуляция семян пшеницы не приводит к катастрофическим изменениям как видового обилия, так и численности аборигенных водорослей и ЦБ. При этом в различных вариантах опыта существуют определённые флуктуации исследуемых параметров. Наиболее значительное влияние на структурные показатели альго-цианобактериальных группировок оказывает интродукция в почву фитопатогена *F. culmorum*, которая приводит к явному преобладанию ЦБ на фоне существенного сокращения доли водорослей в структуре микробных комплексов. Возможная причина такого

явления связана с наличием у данного грибного фитопатогена антагонистической активности.

3.10.2. Аборигенная микробиота прикорневой зоны

Результаты количественного учета микроорганизмов в почве, отобранной под посевами яровой пшеницы, показывают, что под действием инокулянтов в составе микробных комплексов происходят определённые изменения (рис. 25). В относительно благоприятных условиях 2022 г. наибольшая численность бактерий-аммонификаторов и микромицетов в прикорневой зоне наблюдалась при обработке семян ЦБ *F. muscicola* 300. Также в 2022 г. значимое увеличение численности учитываемых в опыте микробных групп наблюдалось в варианте с инокуляцией семян *T. atroviride* К-01П в сочетании с искусственным заражением фитопатогеном *F. culmorum* Р/з-16. Вероятно, это обусловлено накоплением к концу вегетации в ризосфере пшеницы под действием данных инокулянтов большего количества остатков целлюлозы, а также белковых соединений и аминокислот, которые являются питательными субстратами для учитываемых групп аборигенной микробиоты.

Примечательно, что в 2023 году, который отличался нестабильными погодными условиями и более сильным развитием корневых гнилей, на искусственном инфекционном фоне наблюдалось снижение на 1/3 общей численности микромицетов и бактерий-аммонификаторов. Предполагаем, что под действием *F. culmorum* к концу вегетации корневая система развивалась слабее и, как следствие, сформировался меньший пул исследуемых экологических групп микроорганизмов.

Таким образом, результаты исследования микробиоты в почве под посевами пшеницы свидетельствуют об отсутствии негативного воздействия микробных инокулянтов на основе *T. atroviride* К-01П и *F. muscicola* 300 на микромицетов и бактерий-аммонификаторов прикорневой зоны (Стариков, Олькова и др., 2025).

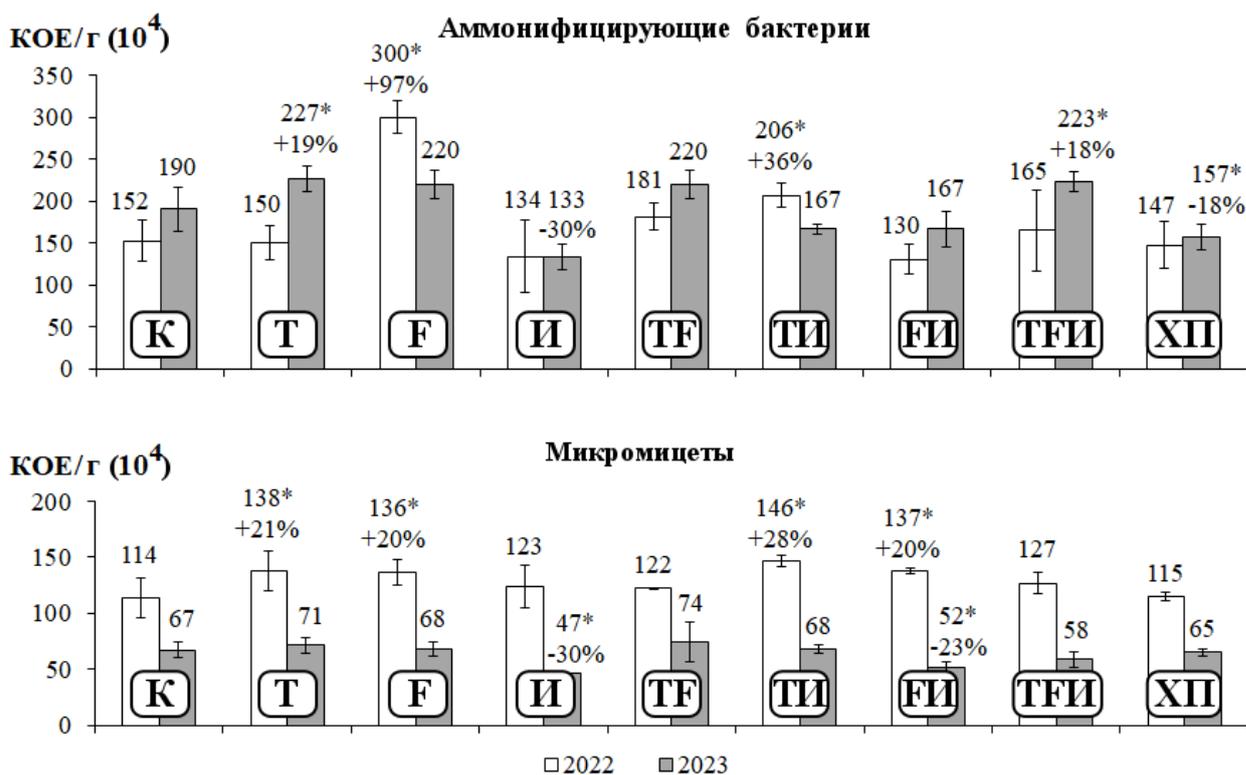


Рисунок 25. Численность микроорганизмов в почве, отобранной под посевами яровой пшеницы сорта Баженка, КОЕ/г абсолютно сухой почвы (полевой опыт, 2022–2023 гг.): К – контроль, Т – *T. atroviride*, Ф – *F. muscicola*, И – *F. culmorum*, ХП – химический препарат («Максим»). Примечание: * – различия с контролем достоверны при $p \leq 0,05$. В процентах указаны различия показателей с контролем

3.11. Эколого-токсикологические исследования

В процессе жизнедеятельности микробные культуры способны продуцировать различные экзометаболиты, оказывающие влияние на другие организмы. Поэтому для доказательства возможности последующего внедрения изучаемых микроорганизмов в практику экологически ориентированного сельского хозяйства оценивали экологическую безопасность фильтратов суспензий жидких культур штаммов методами биотестирования. В данном исследовании мы сфокусировались на экологической оценке *T. atroviride* К-01П и *F. muscicola* 300, которые показали способность увеличивать урожайность мягкой пшеницы в мелкоделяночных испытаниях 2022–2023 гг. Согласно результатам теста на препарате Эколюм, метаболиты в составе фильтрата жидкой культуры (ФЖК) *F. muscicola* 300 (с разбавлением и без) не вызывали угнетения

биолюминесценции. Разбавленные ФЖК *T. atroviride* К-01П также не подавляли биолюминесценцию, при этом неразбавленный ФЖК угнетал свечение бактериального препарата, что говорит о его токсическом действии на тест-систему (табл. 19).

Таблица 19. Результаты биотестирования фильтратов культур *T. atroviride* и *F. muscicola* на препарате Эколюм

Культура	Индекс токсичности				
	Питательная среда	Разбавление фильтрата жидкой культуры			
		1:100	1:50	1:10	неразбавленный
<i>T. atroviride</i>	-538,06	-229,18	-268,39	-555,64	1642,81
<i>F. muscicola</i>	-176,59	-127,20	-100,49	-116,14	-169,38

Примечание: в таблице указаны средние значения показателя для 3 определений. Отрицательные значения свидетельствуют об отсутствии токсического действия.

В биотесте на *Daphnia magna* показано, что ФЖК *T. atroviride* в разбавлении 1:100 оказался полностью безопасным для этих тест-организмов: в течение 96 часов особи дафний сохраняли жизнеспособность и оставались активными (табл. 20). Более концентрированные культуральные фильтраты *T. atroviride* вызывали гибель рачков в тесте на острую токсичность. ФЖК *F. muscicola* 300 даже в неразбавленном виде не вызывал гибели *D. magna* через 96 часов с момента начала инкубации, хотя и угнетал их активность, при этом в случае разбавленного фильтрата особи оставались активными на протяжении всего времени опыта.

Таблица 20. Результаты оценки острой токсичности фильтратов культур *T. atroviride* и *F. muscicola* на *Daphnia magna*

Культура	Количество выживших дафний, % / Активность дафний		
	Разбавление фильтрата жидкой культуры		
	1:100	1:10	неразбавленный
<i>T. atroviride</i>	100/А	0/-	0/-
<i>F. muscicola</i>	100/А	100/А	100/Н

Примечание: А – особи активны, Н – особи неактивны

Таким образом, согласно результатам эколого-токсикологической оценки, фильтраты культур *F. muscicola* 300 (разбавления 1:10 и 1:100) и *T. atroviride* К-01П (разбавление 1:100) безопасны для чувствительных тест-

организмов, что открывает перспективу использования данных микробных штаммов и их метаболитов в сельском хозяйстве (Стариков, Олькова и др., 2025).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Несмотря на длительность использования грибов рода *Trichoderma* в сельскохозяйственной практике, остаётся актуальным поиск аборигенных штаммов этих микромицетов и их комплексов с другими микроорганизмами, которые приспособлены к агроклиматическим условиям конкретного региона. С этой целью штаммы *Trichoderma* spp. выделяли из различных экониш г. Кирова и его окрестностей. Первичный скрининг антифунгальных свойств 26 исследованных изолятов выявил штамм *T. atroviride* К-01П с наибольшей активностью против различных фитопатогенов. Этот штамм был отобран для дальнейших исследований, в рамках которых показана его биологическая совместимость с азотфиксирующими бактериями, широко использующимися в современном сельском хозяйстве.

В частности, удалось доказать, что комплекс *T. atroviride* К-01П и *A. chroococcum* РП-22 обладает фитостимулирующими свойствами в отношении проростков горчицы белой и клевера паннонского, что отразилось в увеличении индекса роста (ИР) на 18,2 и 34,7% соответственно. В случае клевера наилучшие ростовые показатели были достигнуты при инокуляции семян комплексом *T. atroviride* К-01П + *A. chroococcum* РП-22 + *F. muscicola* 300 + *R. leguminosarum* 348a (увеличение ИР на 40,5%). В рамках исследования целлюлазной и фосфатсолюбилизующей способности *T. atroviride* К-01П было доказано, что в составе комплекса с *A. chroococcum* РП-22 эта активность значительно возрастает, что особенно сильно проявляется при культивировании штаммов на безазотистых средах.

В условиях *in vitro* выявлена способность искусственных комплексов на основе *T. atroviride* К-01П, *F. muscicola* 300 и *A. chroococcum* РП-22 к более интенсивному снижению развития корневых гнилей и улучшению ростовых показателей проростков пшеницы при инфицировании почвы *F. culmorum* Р/з-16 по сравнению с использованием их монокультур. Определена способность

комплексов *T. atroviride* К-01П с *A. chroococcum* РП-22 и *F. muscicola* 300 увеличивать интенсивность протекания в почве ризосферы пшеницы азотфиксации и эмиссии CO₂. Результаты мультисубстратного тестирования свидетельствуют о способности комплекса *T. atroviride* К-01П + *A. chroococcum* РП-22 + *F. muscicola* 300 к расширению метаболических возможностей ризосферного микробиома.

При возделывании в мелкоделяночном опыте пшеницы (2022–2023 гг.), семена которой инокулировали комплексом *T. atroviride* К-01П + *F. muscicola* 300, отметили высокие прибавки урожайности (на уровне действия химического препарата «Максим»), а также улучшение фитосанитарного состояния посевов, в том числе на искусственном инфекционном фоне. Доказано, что *T. atroviride* К-01П и *F. muscicola* 300 при их интродукции в почву не снижают численность аборигенных микромицетов и бактерий-аммонификаторов прикорневой зоны, играющих важную роль в процессах трансформации органического вещества в почве. Кроме того, при инокуляции *T. atroviride* К-01П и *F. muscicola* 300, в отличие от применения химического фунгицида, сохраняется биоразнообразие микрофототрофов и не происходит существенного падения их численности в почве под посевами пшеницы. Исследования токсичности фильтратов жидких культур *T. atroviride* К-01П (разбавление 1:100) и *F. muscicola* 300 (разбавление 1:10 и 1:100) в отношении стандартных тест-систем «Эколюм» и *D. magna* подтвердили их экологическую безопасность.

Таким образом, результаты исследования потенциала использования *T. atroviride* К-01П в комплексе с бактериями-азотфиксаторами *F. muscicola* 300, *A. chroococcum* РП-22 и *R. leguminosarum* 348a расширяют представления об агрономически ценных свойствах данных микроорганизмов и открывают перспективу создания на их основе биопрепаратов комплексного действия.

ВЫВОДЫ

1. Созданы комплексы на основе почвенного штамма-антагониста *Trichoderma atroviride* К-01П и diaзотрофов *F. muscicola* 300, *A. chroococcum* РП-22 и *R. leguminosarum* 348а, перспективные для разработки комбинированных полифункциональных биопрепаратов для сельского хозяйства.

2. Доказано усиление фитостимулирующих свойств и ферментативной активности инокулянтов на основе *T. atroviride* К-01П, *F. muscicola* 300, *A. chroococcum* РП-22 и *R. leguminosarum* 348 при использовании их в виде микробных комплексов.

3. Выявлена способность искусственных комплексов на основе *T. atroviride* К-01П, *F. muscicola* 300 и *A. chroococcum* РП-22 к более значительному снижению развития корневых гнилей у проростков пшеницы по сравнению с их монокультурами, к повышению пула пигментов фотосинтеза, а также увеличению эмиссии углекислого газа и активности азотфиксации в ризосферной почве.

4. Предпосевная инокуляция семян мягкой пшеницы монокультурами *T. atroviride* К-01П и *F. muscicola* 300 и их комплексом приводит к повышению урожайности растений и снижению развития корневых гнилей в мелкоделяночных опытах на уровне, сопоставимом с действием химического фунгицида «Максим».

5. Экологическая безопасность инокулянтов *T. atroviride* К-01П и *F. muscicola* 300 подтверждается отсутствием их негативного влияния на популяции аборигенных почвенных микрофототрофов, микромицетов и бактерий-аммонификаторов, также результатами токсикологической оценки их метаболитов на живых тест-системах (*E. coli* и *D. magna*).

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ И УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ

p – вероятность того, что результат будет получен, если верна нулевая гипотеза;

г. – год; гг. – годы;

ГРМ – гидролизат рыбной муки;

ГТК – гидротермический коэффициент;

КГА – картофельно-глюкозный агар;

КЖ – культуральная жидкость;

КСА – картофельно-сахарозный агар;

кл./мл – количество клеток в миллилитре;

кон./мл – количество конидий в миллилитре;

макрокон./мл – количество макроконидий в миллилитре;

МДА – малоновый диальдегид;

МСТ – мультисубстратное тестирование;

$NSP_{0,95}$ – наименьшая существенная разница при 95%-ном уровне вероятности;

Нуклеотиды: А – аденин, С – цитозин, G – гуанин, Т – тимин, М – А или С, R – А или G, W – А или Т, S – С или G, Y – С или Т, K – G или Т, V – А или С или G, H – А или С или Т, D – А или G или Т, B – С или G или Т, X – А или С или G или Т;

r . – род как таксономический ранг; $pp.$ – роды;

r ДНК – рибосомная ДНК;

ФЖК – фильтрат жидкой культуры;

ЦБ – цианобактерии.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Авдеенко, А. П. Повышение продуктивности подсолнечника при применении средств биологизации / А. П. Авдеенко, Д. П. Тишкин, И. А. Авдеенко // Ресурсосбережение и адаптивность в технологиях возделывания сельскохозяйственных культур и переработки продукции растениеводства. Материалы международной научно-практической конференции, пос. Персиановский, 07 февраля 2019 года. – Донской ГАУ, 2019. – С. 76–80.
2. Авдеенко, А. П. Эффективность применения биологических фунгицидов на озимой пшенице / А. П. Авдеенко, В. В. Черненко, В. П. Горячев, С. А. Горячева // Сельское, лесное и водное хозяйство. – 2014. – Т. 7. – №. 34. – С. 36–40.
3. Авторское свидетельство № 1717052 А1 СССР, МПК С12N 1/14, А01N 63/04, С12R 1/885. Штамм гриба *Trichoderma lignorum* для производства триходермина: № 4602970: заявл. 22.08.1988: опубл. 07.03.1992 / С. В. Бадяй, И. Т. Король; заявитель Белорусский НИИ защиты растений.
4. Агриэн – Регионы РФ / Климат Кирова. URL: <http://www.agrien.ru/reg/кировская.html#rajon> (дата обращения 21.12.2024).
5. Алимова, Ф. К. Промышленное применение грибов рода *Trichoderma* / Ф. К. Алимова. – Казань: Казанский гос. ун-т, 2006. – 208 с.
6. Андреева, О. А. Оптимизация естественного сообщества микроорганизмов почвы как способ создания микробных удобрений / О. А. Андреева, П. А. Кожевин // Вестник Московского университета. Серия 17: Почвоведение. – 2014. – № 4. – С. 42–45.
7. Аринбасарова, А. Ю. Выделение и свойства L-лизин α -оксидазы из гриба *Trichoderma* cf. *aureoviride* Rifai ВКМ F-4268D / А. Ю. Аринбасарова, В. В. Ашин, К. В. Макрушин, А. Г. Меденцев, Е. В. Лукашева, Т. Т. Березов // Микробиология. – 2012. – Т. 81. – № 5. – С. 594–599.
8. Аринбасарова, А. Ю. Кинетические характеристики L-лизин α -оксидазы *Trichoderma* cf. *aureoviride* Rifai ВКМ F-4268D / А. Ю. Аринбасарова, В. И. Крупянко, А. Г. Меденцев // Биохимия, физиология и биосферная роль

микроорганизмов. Сборник тезисов III Пущинской школы-конференции, Пущино, 5–9 декабря 2016 года / Под редакцией Т.А. Решетиловой. – Пущино: Издательский дом "Вода: химия и экология", 2016. – С. 88-90.

9. Афанасенко, О. С. Устойчивость ячменя к гембиотрофным патогенам / О. С. Афанасенко // Идентифицированный генофонд растений и селекция. Санкт-Петербург: ГНЦ РФ ВИР, 2005. – С. 592–615.

10. Ашихмина, Т. Я. Биотрансформация пестицидов в наземных экосистемах (обзор литературы) / Т. Я. Ашихмина, А. В. Колупаев, А. А. Широких // Теоретическая и прикладная экология. – 2010. – № 2. – С. 4–12.

11. Бабич, Н. Н. Влияние биопрепарата *Trichoderma lignorum* на разложение растительных остатков в почве / Н. Н. Бабич, Е. В. Бирюков // Основы повышения продуктивности агроценозов. Материалы Международной научно-практической конференции, посвящённой памяти известных учёных И. А. Муромцева и А. С. Татаринцева, Мичуринск, 24–26 ноября 2015 года. – Мичуринск, 2015. – С. 304–308.

12. Батаева, Ю. В. Характеристика биологической активности и оценка экзогенных метаболитов цианобактерии “*Anabaena*” sp. IPPAS B-2020 / Ю. В. Батаева, М. А. Синетова, Е. А. Курашов, Ю. В. Крылова, Л. В. Коломбет, Л. Н. Григорян // Микробиология. – 2024. – Т. 93. – № 5. – С. 519–533. DOI: 10.31857/S0026365624050026

13. Батаева, Ю. В. Эффективность применения цианобактерий в качестве биорегуляторов роста овощных культур / Ю. В. Батаева, Л. Н. Григорян, Д. Д. Вилкова // Естественные науки. – 2022. – № 3(8). – С. 33–40. DOI: 10.54398/1818507X_2022_3_33

14. Беляков, А. М. Эффективность применения препарата «Геостим» при возделывании озимой пшеницы условиях Волгоградской области / А. М. Беляков, А. А. Тубалов // Экологические аспекты использования земель в современных экономических формациях. Материалы Международной научно-практической конференции, Волгоград, 24 мая 2017 года. – Волгоград: Волгоградский ГАУ, 2017. – С. 399–405.

15. Березов, Т. Т. Молекулярные и биохимические основы энзимотерапии опухолей / Т. Т. Березов // Биомедицинская химия. – 2005. – Т. 51. – № 3. – С. 235–247.
16. Билай, В. И. (ред.). Методы экспериментальной микологии: сб. / под ред. В. И. Билай. – Киев: Наук. думка, 1973 – 243 с.
17. Вассер, С. П. Водоросли Справочник / С. П. Вассер, Н. В. Кондратьева, Н. П. Масюк. – Киев: Наукова думка, 1989 – 608 с.
18. Войтка, Д. В. Антагонистическая активность гриба *Trichoderma asperellum* D-11 как обоснование для включения препарата на его основе в антирезистентную технологию защиты томата от серой гнили / Д. В. Войтка, Е. К. Юзефович, А. В. Михнюк, Ю. С. Минина // Защита растений. – 2020. – № 44. – С. 191–200.
19. Войтка, Д. В. Биотехнологические аспекты разработки микробного препарата на основе гриба-антагониста *Trichoderma* sp. IZR D-11 БИМ F-457 Д / Д. В. Войтка, Е. К. Юзефович // Биотехнология: достижения и перспективы развития. Сборник материалов I международной научно-практической конференции, Пинск, 25–26 сентября 2014 года. – Пинск: ПолесГУ, 2014. – С. 114–116.
20. Войтка, Д. В. Первичный скрининг *in vitro* энтомоцидной активности грибов-антагонистов рода *Trichoderma* / Д. В. Войтка, Е. Н. Янковская, М. В. Федорович // Стратегия и приоритеты развития земледелия и селекции в Беларуси. Достижения науки – производству. Материалы научно-практической конференции, посвященной 15-летию Научно-практического центра НАН Беларуси по земледелию, Жодино, 08–09 июля 2021 года. – Минск: ИВЦ Минфина, 2021. – С. 146–148.
21. Войтка, Д. В. Скрининг антагонистической активности грибов р. *Trichoderma* по отношению к доминирующим корнеобитающим патогенам овощных культур, изолированным на территории Беларуси и Азербайджана / Д. В. Войтка, Е. К. Юзефович, Я. Ю. Атакишиева // Защита растений. – 2019. – № 43. – С. 144–152.

22. Вырасткова, К. А. Исследование природных изолятов микромицетов на целлюлозолитическую активность / К. А. Вырасткова, И. Г. Широких // *Advanced Science*. – 2017. – № 1(5).
23. Геостим / Биотехагро. URL: <https://биотехагро.рф> (дата обращения 17.12.2024).
24. Геостим ФИТ / Биотехагро. URL: <https://биотехагро.рф/geostim-fit> (дата обращения 17.12.2024).
25. Голлербах, М. М. Почвенные водоросли / М. М. Голлербах, Э. А. Штина – Л.: Наука, 1969 – 228 с.
26. Горленко, М. В. Мультисубстратное тестирование природных микробных сообществ / М. В. Горленко, П. А. Кожевин – Москва : МАКС Пресс, 2005 – 87 с.
27. Григорьев, М. Ф. Методические указания по изучению устойчивости зерновых культур к корневым гнилям / М. Ф. Григорьев. // Л.: ВИЗР, 1976 – 60 с.
28. Грипась, М. Н. Новые сорта клевера Вятской селекции / М. Н. Грипась, Е. Г. Арзамасова, Е. В. Попова, О. Л. Онучина // *Адаптивное кормопроизводство*. – 2018. – № 3. – С. 34–44.
29. Громовых, Т. И. Микромицеты рода *Trichoderma* Pers.: научное обоснование использования в технологиях агропромышленного комплекса / Т. И. Громовых, В. С. Садыкова, Ф. К. Алимова // М.: МГУПП, 2014 – 189 с.
30. Домрачева, Л. И. «Цветение» почвы и закономерности его развития. / Л. И. Домрачева // Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН, 2005. – 336 с.
31. Домрачева, Л. И. Антимикробная активность микромицета *Trichoderma* sp., выделенного из ризосферной почвы лютика ядовитого (*Ranunculus sceleratus*) / Л. И. Домрачева, А. Л. Ковина, А. И. Малинина, А. Л. Люкина // *Экология родного края: проблемы и пути их решения. Материалы XIV Всероссийской научно-практической конференции с международным участием, Киров, 16–18 апреля 2019 года*. – Киров: ВятГУ, 2019. – С. 217–219.

32. Домрачева, Л. И. Антифузариозное действие цианобактерий и актиномицетов в почве и ризосфере / Л. И. Домрачева, И. Г. Широких, А. И. Фокина // Микология и фитопатология. – 2009. – Т. 43. – № 2. – С. 157–165.
33. Домрачева, Л. И. Влияние способов предпосевной обработки семян лядвенца рогатого (*Lotus corniculatus* L.) на всхожесть и интенсивность образования клубеньков / Л. И. Домрачева, Л. В. Трефилова, А. Л. Ковина, Е. А. Горностаева, О. Н. Малыгина, Н. В. Новокшонова // Теоретическая и прикладная экология. – 2014. – № 3. – С. 67–72. DOI: 10.25750/1995-4301-2014-3-067-072
34. Домрачева, Л. И. Гербарии как хранители биоразнообразия и их использование (обзор) / Л. И. Домрачева, А. Л. Ковина, А. И. Коротких, С. Г. Скугорева, Т. Я. Ашихмина // Теоретическая и прикладная экология. – 2023. – № 3. – С. 6–20. DOI: 10.25750/1995-4301-2023-3-006-020.
35. Домрачева, Л. И. Использование микромицетов рода *Trichoderma* и консорциумов на их основе в агробιοтехнологии (обзор) / Л. И. Домрачева, П. А. Стариков, А. Л. Ковина, Т. Я. Ашихмина // Теоретическая и прикладная экология. – 2024. – № 1. – С. 6–18. – DOI: 10.25750/1995-4301-2024-1-006-018
36. Домрачева, Л. И. Микробы-антагонисты против фитопатогенных бактерий и грибов (обзор) / Л. И. Домрачева, С. Г. Скугорева, П. А. Стариков, Е. А. Горностаева, Т. Я. Ашихмина // Теоретическая и прикладная экология. – 2022. – № 2. – С. 6–14. DOI: 10.25750/1995-4301-2022-2-006-014
37. Домрачева, Л. И. Оптимизация микробиологического состава биопрепарата при выращивании лядвенца рогатого (*Lotus corniculatus* L.) / Л. И. Домрачева, Д. В. Козылбаева, А. Л. Ковина, Л. В. Трефилова, Ю. Н. Зыкова // Теоретическая и прикладная экология. – 2019. – № 1. – С. 94–101. DOI: 10.25750/1995-4301-2019-1-094-101
38. Домрачева, Л. И. Основы биомониторинга сельскохозяйственных экосистем: Учебно-методическое пособие для обучающихся в высших учебных заведениях / Л. И. Домрачева. – Киров: Вятская ГСХА, 2018. – 78 с.
39. Домрачева, Л. И. Реакция почвенной микробиоты на действие пестицидов (обзор) / Л. И. Домрачева, Т. Я. Ашихмина, Л. В. Кондакова, Г. И.

Березин // Теоретическая и прикладная экология. – 2012. – № 3. – С. 4–18. DOI: 10.25750/1995-4301-2012-3-004-018

40. Доспехов, Б. А. Методика полевого опыта: с основами статистической обработки результатов исследований / Б. А. Доспехов. – 5-е изд., доп. и перераб.. – Москва: Агропромиздат, 1985. – 351 с.

41. Дудка, А. И. Методы экспериментальной микологии: Справочник / А. И. Дудка, С. П. Вассер, И. А. Элланская [и др.]; Академия наук Украинской ССР Ордена Трудового Красного Знамени Институт микробиологии и вирусологии им. Д.К. Заболотного. – Киев: Наукова думка, 1982. – 552 с.

42. Егоров, Н. С. (ред.). Практикум по микробиологии: учебное пособие / Н. С. Егоров // Москва: МГУ, 1976. – 308 с.

43. Завалин, А. А. Биологический и минеральный азот в земледелии России / А. А. Завалин. – Москва: Всероссийский научно-исследовательский институт агрохимии имени Д.Н. Прянишникова, 2022. – 256 с.

44. Завалин, А. А. Вклад биологического азота бобовых культур в азотный баланс земледелия России / А. А. Завалин, Г. Г. Благовещенская // Агрохимия. – 2012. – № 6. – С. 32–37.

45. Зиганшин, Д. Д. Особенности глубинного и поверхностного культивирования грибов *Trichoderma* для получения биопрепаратов на основе клеток гриба / Д. Д. Зиганшин, А. С. Сироткин // Вестник Казанского технологического университета. – 2017. – Т. 20. – № 10. – С. 155–158.

46. Зыкова, Ю. Н. Влияние предпосевной обработки семян микробными препаратами на всхожесть семян и накопление фотосинтетических пигментов в листьях *Trifolium rannonicum* / Ю. Н. Зыкова, С. Ю. Огородникова, Л. В. Трефилова // Принципы экологии. – 2023. – № 2(48). – С. 54–66. – DOI: 10.15393/j1.art.2023.13542

47. Калинин, А. А. Влияние нового биокомпозита на основе грибов рода триходерма на почвенные микроорганизмы и растения разных таксонов / А. А. Калинин, Д. С. Давидюк, Н. А. Боков, Р. И. Абубакирова, А. А. Широких //

Теоретическая и прикладная экология. – 2021. – № 2. – С. 115–121. DOI: 10.25750/1995-4301-2021-2-115-121

48. Калинин, А. А. Использование препарата «Ризоверм» под бобовые культуры / А. А. Калинин, Л. В. Трефилова, А. Л. Ковина. – Киров: Вятская государственная сельскохозяйственная академия, 2015. – 28 с.

49. Калинин, А. А. Опыт применения препаратов клубеньковых бактерий для повышения продуктивности бобовых культур / А. А. Калинин, А. Л. Ковина, Л. В. Трефилова // Экология родного края: проблемы и пути их решения. XII Всероссийская научно-практическая конференция с международным участием, Киров, 13–14 апреля 2017 года. Т. 2. – 2017. – С. 293–298.

50. Киреева, Н. А. Фитотоксичность антропогенно-загрязнённых почв / Н. А. Киреева, Г. Г. Кузяхметов, А. М. Мифтахова, В. В. Водопьянов // Уфа: Гилем, 2003. – Т. 266. – С. 3.

51. Климатический монитор – мониторинг погоды в России и СНГ / Температура воздуха и осадки по месяцам и годам в Кирове. URL: <http://www.pogodaiklimat.ru/history/27199.htm> (дата обращения 21.12.2024).

52. Коломбет, Л. В. Триада взаимоотношений: грибы р. *Trichoderma* – высшие растения–фитопатогены / Л. В. Коломбет // Агрехимия. – 2018. – № 11. – С. 87–94. DOI: 10.1134/S0002188118070062

53. Колупаев, А. В. Биодеградация ТМТД и симазина микробными ассоциациями в лабораторных условиях / А. В. Колупаев, А. А. Широких, И. Г. Широких // Иммунопатология, аллергология, инфектология. – 2010. – № 1. – С. 64–65.

54. Кондакова, О. Э. Микробиологическая биоремедиация почв лесопитомников, и защита семян хвойных от инфекционных заболеваний / О. Э. Кондакова // Сборник материалов Международной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Перспектив-2015», посвящённой 70-летию Великой Победы. Красноярск: СФУ, 2015. С. 46–50.

55. Кондакова, Л. В. Специфика фототрофных наземных микробных комплексов в посевах пшеницы / Л. В. Кондакова, П. А. Стариков, Л. И.

Домрачева // Теоретическая и прикладная экология. – 2024. – № 3. – С. 115–122. – DOI: 10.25750/1995-4301-2024-3-115-122

56. Коряковцева, Л. А. Создание раннеспелого сорта яровой мягкой пшеницы Баженка / Л. А. Коряковцева, Л. В. Волкова, А. В. Харина // Аграрная наука Евро-Северо-Востока. – 2012. – №. 5(30). – С. 8–10.

57. Кузнецова, О. И. Эколого-токсикологический анализ биопрепаратов / О. И. Кузнецова, Е. Н. Гончарова // Рациональное использование природных ресурсов и переработка техногенного сырья: фундаментальные проблемы науки, материаловедение, химия и биотехнология: мат-лы Международ. научн. конф., Алушта-Белгород, 30 мая – 03 июня 2022 года. Белгород: БелГТУ им. В. Г. Шухова, 2022. С. 432–437.

58. Кураков, А. В. Стимуляция грибами азотфиксации в дерново-подзолистых почвах / А. В. Кураков, И. С. Прохоров, Н. В. Костина, Е. Г. Махова, В. С. Садыкова // Почвоведение. – 2006 – № 9. – С. 1075–1081.

59. Левитин, М. М. Микроорганизмы в условиях глобального изменения климата / М. М. Левитин // Сельскохозяйственная биология. – 2015. – №5. – С. 641–647.

60. Литвинов, М. А. Определитель микроскопических почвенных грибов / М. А. Литвинов // Л. : Наука, 1967. – 303 с.

61. Литовка, Ю. А. Дереворазрушающие свойства арктических штаммов *Porodaedalea niemelaei* M. Fischer и *Trichoderma atroviride* Bissett / Ю. А. Литовка, И. Н. Павлов, Т. В. Рязанова, Е. А. Литвинова, Н. А. Чупрова // Химия растительного сырья. – 2017. – Т. 1. – С. 145-150. DOI: 10.14258/jcprm.2017011577

62. Литовка, Ю. А. Скрининг сибирских штаммов грибов рода *Trichoderma* – продуцентов биофунгицидов на растительных субстратах / Ю. А. Литовка // Хвойные бореальной зоны. – 2018. – Т. 36. – № 6. – С. 574–580.

63. Лукаткин, А. С. Интенсивность перекисного окисления липидов в охлажденных листьях теплолюбивых растений / А. С. Лукаткин, В. С. Голованова // Физиология растений. – 1988. – Т. 35. – № 4. – С. 773–780.

64. Лукашева, Е. В. L-Лизин α -оксидаза: физикохимические и биологические свойства / Е. В. Лукашева, Т. Т. Березов // Биохимия. – 2002. – Т. 67. – № 8. – С. 1394–1401.
65. Мазаник, Н. В. Современные биозащитные средства для древесины / Н. В. Мазаник // Труды БГТУ. № 2. Лесная и деревообрабатывающая промышленность. – 2011. – №. 2. – С. 181–184.
66. Макрушин, К. В. Внеклеточная L-лизин α -оксидаза гриба *Trichoderma cf. aureoviride* Rifai ВКМ F-4268D и развитие системной устойчивости растений / К. В. Макрушин, А. Г. Меденцев, Е. В. Лукашева, А. Ю. Аринбасарова // Биотехнология: состояние и перспективы развития. Материалы IX международного конгресса, Москва, 20–22 февраля 2017 года. Т. 2. – Москва: ООО "РЭД ГРУПП", 2017. – С. 75–77.
67. Марфенина, О. Е. Антропогенная экология почвенных грибов / О. Е. Марфенина. – Москва : Медицина для всех, 2005. – 196 с.
68. Маслова, Т. Г. Критическая оценка спектрофотометрического метода количественного определения каротиноидов / Т. Г. Маслова, И. А. Попова, О. Ф. Попова // Физиология растений. – 1986 – Т. 39 – № 6. – С. 615–619.
69. Масютенко, Н. П. Влияние микробиологических препаратов и внесения азота на процессы, связанные с секвестрацией углерода на черноземе типичном слабоэродированном / Н. П. Масютенко, А. В. Кузнецов, М. Н. Масютенко, Н. А. Чуян, Г. М. Брескина // Теоретическая и прикладная экология. 2024. № 1. С. 113–121. DOI: 10.25750/1995-4301-2024-1-113-121
70. Мельничук, Т. Н. (ред.). Ассоциативные микроорганизмы растений: выделение штаммов и их изучение: коллективная монография / под. ред. Т. Н. Мельничук, А. И. Якубовской, И. А. Каменевой, С. В. Дидович, В. С. Паштецкого // Симферополь: ИТ «Ариал», 2021. – 180 с. DOI: 10.33952/2542-0720-2022-978-5-907506-71-8
71. Мерзаева, О.В. Образование ауксинов эндофитными актинобактериями озимой ржи / О. В. Мерзаева, И. Г. Широких // Прикладная биохимия и микробиология. – 2010. – Т. 46. – № 1. – С. 51–57.

72. Методика определения интегральной токсичности поверхностных, в том числе морских, грунтовых, питьевых, сточных вод, водных экстрактов почв, отходов, осадков сточных вод по изменению интенсивности бактериальной биолюминесценции тестсистемой «Эколюм». ПНД Ф Т 16.1:2:3:3.8-04. М. : ЗАО «НВО «Иммунотех», 2010. 26 с.

73. Мирчинк, Т. Г. Почвенная микология / Т. Г. Мирчинк // М.: Изд-во МГУ, 1988. – 220 с.

74. Михайловская, Н. А. Влияние микробной композиции и её компонентов на рост, развитие и урожайность сельскохозяйственных культур / Н. А. Михайловская, Д. В. Войтка, Е. К. Юзефович, Т. Б. Барашенко, Т. В. Погирницкая // Почвоведение и агрохимия. – 2017. – № 2. – С. 166–176.

75. Михайловская, Н. А. Действие трехкомпонентного микробного инокулянта на урожайность ржи озимой и ячменя ярового / Н. А. Михайловская, Д. В. Войтка, Е. К. Юзефович, Т. Б. Барашенко // Рациональное использование природных ресурсов в агроценозах. Материалы международной научно-практической конференции, Симферополь, 12–13 октября 2020 года – Симферополь: ООО «Издательство Типография «Ариал», 2020. – С. 31–33. DOI: 10.33952/2542-0720-15.05.2020.17

76. Михайловская, Н. А. Сравнительная эффективность отдельного и совместного применения *A. brasilense*, *B. circulans* и *T. longibrachiatum* на посевах тритикале озимого на эродированных дерново-подзолистых суглинистых почвах / Н. А. Михайловская, Д. В. Войтка, А. В. Юхновец, Т. Б. Барашенко, С. В. Дюсова // Почвоведение и агрохимия. – 2021. – № 1. – С. 129–138.

77. Нетрусов, А. И. Практикум по микробиологии. / А. И. Нетрусов, М. А. Егоров, Л. М. Захарчук // М. : Академия, 2005, 608 с.

78. Новикова, И. И. Направленная селекция психрофильного штамма *Trichoderma asperellum* Г-034 ДВРН для ускоренной утилизации полимеров растительных остатков и оздоровления почвы / И. И. Новикова, Ю. А. Титова, И. В. Бойкова, И. Л. Краснобаева // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2019. – Т. 23. – № 3. – С. 328–336. DOI: 10.18699/VJ19.497

79. Огарков, Б. Н. Грибы – защитники, целители и разрушители / Б. Н. Огарков, Г. Р. Огаркова, Л. В. Самусенок // Иркутск: ГУ НЦ РВХ ВСНЦ СО РАМН, 2008 – 248 с.

80. Огарков, Б. Н. Разработка микофунгицида для защиты от биоповреждений промышленных материалов, изделий и древесины / Б. Н. Огарков, Г. Р. Огаркова, Л. В. Самусенок, Н. Е. Буковская // Современные проблемы биологии, экологии и почвоведения. Материалы Международной научной конференции, посвященной 100-летию высшего биологического образования в Восточной Сибири, Иркутск, 19–20 сентября 2019 года. – Иркутск: ИГУ, 2019. – С. 74–76.

81. Орина, А. С. Симбиотические взаимоотношения грибов рода *Fusarium* и *Alternaria*, колонизирующих зерно овса / А. С. Орина, О. П. Гаврилова, Т. Ю. Гагкаева, И. Г. Лоскутов // Сельскохозяйственная биология. – 2017. – Т. 52. – № 5. – Р. 986–994. DOI: 10.15389/agrobiology.2017.5.986rus

82. Павлюшин, В. А. Новые комплексные биопрепараты для защиты овощных культур от грибных и бактериальных болезней / В. А. Павлюшин, С. Л. Тютюрев, Э. В. Попова, И. И. Новикова, Г. А. Быкова, Н. С. Домнина // Биотехнология. – 2010. – № 4. – Р. 69–80.

83. Панкратова, Е. М. Цианобактерия *Nostoc paludosum* как основа для создания агрономически полезных микробных ассоциаций на примере бактерий рода *Rhizobium* / Е. М. Панкратова, Л. В. Трефилова, Р. Ю. Зяблых, И. А. Устюжанин // Микробиология. – 2008. – Т. 77 – № 2. – С. 266–272.

84. Полиенко, Е. А. Эффективность биологических препаратов при возделывании нута в Ростовской области / Е. А. Полиенко // Конкурс молодых учёных. Сборник статей IV Международного научно-исследовательского конкурса, Пенза, 27 июля 2020 года. – Пенза, 2020. – С. 42–45.

85. Проворов, Н. А. Симбиоз и симбиогенез / Н. А. Проворов, И. А. Тихонович, Н. И. Воробьев // Санкт-Петербург : Информ-Навигатор, 2018. – 464 с.

86. Прокопова, Л. О. Влияние смеси микроорганизмов из рода *Trichoderma* и *Azotobacter* на интенсивность разложения целлюлозы в посевах

озимой пшеницы по предшественнику кукуруза на зерно / Л. О. Прокопова // Научное обеспечение агропромышленного комплекса. Сборник статей по материалам XII Всероссийской конференции молодых учёных, Краснодар, 5 февраля 2019 года. – Краснодар: КубГАУ, 2019. – С. 73–74.

87. Садыкова, В. С. Антимикробная активность штаммов грибов рода *Trichoderma* из Средней Сибири / В. С. Садыкова, А. В. Кураков, А. Е. Куварина, Е. А. Рогожин // Прикладная биохимия и микробиология. – 2015. – Т. 51. – №. 3. – С. 340-340. DOI: 10.7868/S0555109915030149

88. Саттон, Д. Определитель патогенных и условно патогенных грибов / Д. Саттон, А. Фотергилл, М. Ринальди; пер. с англ. К. Л. Тарасова и Ю. Н. Ковалева; под ред. И. Р. Дорожковой. М. : Мир, 2001. 468 с.

89. Свистова, И. Д. Микромицеты чернозёма – продуценты целлюлолитических ферментов / И. Д. Свистова; под ред. А. П. Щербакова // Воронеж: Изд-во Воронеж. гос. ун-та, 2003. – 151 с.

90. Свистова, И. Д. Фитотоксическая активность сапротрофных микромицетов чернозема: специфичность, сорбция и стабильность фитотоксинов в почве / И. Д. Свистова, А. П. Щербаков, Л. О. Фролова // Прикладная биохимия и микробиология. – 2003. – Т. 39 – № 4. – С. 441–445.

91. Скугорева, С. Г. Биозащита древесины от микробных повреждений (обзор) / С. Г. Скугорева, Л. И. Домрачева, Л. В. Трефилова, П. А. Стариков, Т. Я. Ашихмина // Теоретическая и прикладная экология. – 2023. – № 1. – С. 6–15. DOI 10.25750/1995-4301-2023-1-006-015

92. Скугорева, С. Г. Возможность утилизации отходов пластмасс с использованием микромицетов *Fusarium solani* и *Trichoderma lignorum* / С. Г. Скугорева, Е. А. Горностаева, А. А. Бурков, Т. И. Кутявина, К. И. Южанин, Л. И. Домрачева, Т. Я. Ашихмина // Теоретическая и прикладная экология. – 2021 – № 4. – С. 193–202. DOI: 10.25750/1995-4301-2021-4-193-202

93. Стариков П. А. Влияние инокуляции семян микромицетом *Trichoderma* и азотфиксаторами на всхожесть и морфометрические параметры проростков П. А. Стариков, Д. А. Быстрякова, П. Д. Степанов, Г. Р. Ахмедов,

И. А. Кинчин, А. Р. Ордина, В. Р. Абазов, В. А. Полякова // Биодиагностика состояния природных и природно-техногенных систем. Материалы XXII Всероссийской научно-практической конференции с международным участием. – Киров: Вятский государственный университет. – 2024. С. 209–214.

94. Стариков П. А. Влияние инокуляции семян микромицетом *Trichoderma* и азотфиксаторами на морфометрические показатели проростков клевера / П. А. Стариков, Г. Р. Ахмедов, П. Д. Степанов, Д. А. Быстрыкова, И. А. Кинчин // Актуальные вопросы аграрной науки: теория и практика. Материалы Международной научно-практической конференции, посвящённой юбилею 80-летию агрономического факультета – Киров, 2024. С. 251–255.

95. Стариков П. А. Изучение антагонистического действия *Trichoderma* spp. в отношении наиболее вредоносных фитопатогенов Кировской области / П. А. Стариков // Биодиагностика состояния природных и природно-техногенных систем. Материалы XXII Всероссийской научно-практической конференции с международным участием. – Киров: Вятский государственный университет. – 2024. С. 202–209.

96. Стариков П. А. Перспективы применения нового штамма-антагониста рода *Trichoderma* в монокультуре и в ассоциации с diaзотрофами / П.А. Стариков // Биохимия, физиология и биосферная роль микроорганизмов. Материалы X Всероссийской Пущинской конференции – Пущино, 2024 С. 154–156.

97. Стариков, П. А. Возможность использования бобового агара для культивирования грибов рода *Trichoderma* / П. А. Стариков, Л. И. Домрачева // Инновации и достижения в сельском хозяйств. Материалы III Всероссийской национальной научно-практической конференции. Киров: Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования Вятский государственный агротехнологический университет. – 2022. – С. 50–54.

98. Стариков, П. А. Возможные пути применения консортивных связей нового штамма *Trichoderma atroviride* с азотфиксаторами в агробиотехнологии / П.А. Стариков, А. И. Фокина, Л. И. Домрачева, А. С. Олькова, Г. Р. Ахмедов,

П. Д. Степанов, А. Р. Киреева // Теоретическая и прикладная экология. – 2025. – № 1. – С. 140–150 – DOI: 10.25750/1995-4301-2024-4-140-150

99. Старииков, П. А. Грибы рода *Trichoderma* как антагонисты фитопатогенов (обзор) / П.А. Старииков // Биодиагностика состояния природных и природно-техногенных систем. Материалы XIX Всероссийской научно-практической конференции с международным участием. Киров: Вятский государственный университет, 2021. – С. 188–191.

100. Старииков, П.А. Изучение биоконтрольных свойств комплексов микромицета *Trichoderma atroviride* и diaзотрофов и оценка их экологической безопасности / П.А. Старииков, А.С. Олькова, Т.К. Шешегова, Л.М. Щеклеина, П.Д. Степанов // Аграрная наука Евро-Северо-Востока. – 2025. – № 6. – Т. 26 – С. 1309–1319 – DOI: 10.30766/2072-9081.2025.26.6.1309–1319

101. Старииков, П. А. Оптимизация условий культивирования штамма-антагониста фитопатогенов *Trichoderma* sp. / П. А. Старииков, Д. А. Бажанова, Л. И. Домрачева // Экология родного края: проблемы и пути их решения. Материалы Международной научно-практической конференции. – Киров: Вятский государственный университет. – 2024. – С. 110–114.

102. Старииков, П. А. Скрининг изолятов *Trichoderma* spp., перспективных для биоконтроля *Fusarium culmorum* / П. А. Старииков, Т. К. Шешегова // Микроорганизмы и плодородие почв. Материалы I Всероссийской научно-практической конференции с международным участием, посвященной 90-летию со дня рождения профессора Евгении Матвеевны Панкратовой. Киров: Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования Вятский государственный агротехнологический университет. – 2022. – С. 128–131.

103. Старииков, П. А. Сравнительная оценка питательных сред для культивирования микромицетов рода *Trichoderma* / П. А. Старииков, Л. И. Домрачева, С. Г. Скугорева // Теоретическая и прикладная экология. – 2022. – № 1. – С. 44–49. – DOI: 10.25750/1995-4301-2022-1-044-049

104. Степанов, А. Л.. Достижения и перспективы развития почвенной микробиологии в Московском университете / А. Л. Степанов, Н. А. Манучарова, Д. А. Никитин, М. В. Семенов, // Вестник Московского университета. Серия 17. Почвоведение. – 2023. – Т. 78. – №. 4. – С. 63–69. DOI: 10.55959/MSU0137-0944-17-2023-78-4-63-69
105. Степанов, А. Л. Методы газовой хроматографии в почвенной микробиологии / А. Л. Степанов, Л. В. Лысак – М.: МАКС Пресс, 2002. – 88 с.
106. Стручкова, И. В. Микроскопические грибы *Trichoderma virens* – перспективные продуценты ауксина в микоризных сообществах / И. В. Стручкова // Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского. 2014. № 3(3). С. 114–118.
107. Темралеева, А. Д. Цианобактерии коллекции ACSSI как продуценты ценных метаболитов для сельского хозяйства: синтез культууромики и геномики / А. Д. Темралеева, В. В. Редькина, Е. А. Портная, С. В. Дидович, Ю. С. Букин // Генетические и радиационные технологии в сельском хозяйстве. Сборник докладов II Международной молодежной конференции, Обнинск, 19–20 октября 2023 года. – Обнинск: ВНИИ радиологии и агроэкологии, 2023. – С. 87–90.
108. Титова, Ю. А. Мультибиоконверсионные твердофазные биопрепараты нового поколения на основе *Bacillus subtilis* и *Trichoderma asperellum* повышают эффективность защиты картофеля от фитофтороза / Ю. А. Титова, И. И. Новикова, И. В. Бойкова, В. А. Павлюшин, И. Л. Краснобаева // Сельскохозяйственная биология. – 2019. – Т. 54. – № 5. – С. 1002–1013. DOI: 10.15389/agrobiology.2019.5.1002rus
109. Фокина, А. И. Антагонистическая и сорбционная активность моно-, бинарных и трёхвидовых биоплёнок почвенных цианобактерий / А. И. Фокина, С. Г. Скугорева, Л. И. Домрачева, А. Л. Ковина // Теоретическая и прикладная экология. – 2020. – № 3. – С. 119–125. DOI: 10.25750/1995-4301-2020-3-119-125
110. Фокина, А. И. Определение показателей окислительного стресса в мелиссе лекарственной при действии микромицета *Fusarium culmorum* и его антагонистов / А. И. Фокина, С. Г. Скугорева, Л. В. Трефилова, Л. В. Даровских //

Теоретическая и прикладная экология. – 2022. – № 2. – С. 77–83. DOI: 10.25750/1995-4301-2022-2-077-083

111. Фокина, А. И. Совершенствование тетразолюно-топографического метода биотестирования с использованием цианобактерий / А. И. Фокина, Л. И. Домрачева, Ю. Н. Зыкова, С. Г. Скугорева, Е. И. Лялина, Л. В. Трефилова // Теоретическая и прикладная экология. – 2017. – № 1. – С. 31–41.

112. Чиняева, Ю. З. Выявление эффективной линии микромицета рода триходерма в качестве стернифага / Ю. З. Чиняева, А. А. Калганов // Современные достижения в развитии сельского хозяйства. Материалы I научно-практической конференции с международным участием, посвященной 75-летию со дня рождения профессора Г. П. Дудина, Киров, 07 июля 2023 года. – Киров: Вятский ГАТУ, 2023. – С. 220–224.

113. Чирков, Ю. И. Агрометеорология: Учебное пособие / Ю. И. Чирков // Гидрометеиздат, 1986. – 298 с.

114. Шахназарова, В. Ю. Влияние влажности на развитие *Fusarium culmorum* в почве / В. Ю. Шахназарова, О. К. Струнникова, Н. А. Вишневская // Микология и фитопатология. – 1999. – Т. 33. – № 1. – С. 53–59.

115. Шешегова, Т. К. Влияние микробной инокуляции семян на биоконтроль корневых гнилей, биометрию растений и урожайность яровой пшеницы / Т. К. Шешегова, Л. М. Щеклеина, П. А. Стариков // Таврический вестник аграрной науки. – 2024. – № 1(37). – С. 187–197. – DOI: 10.5281/zenodo.10930956

116. Шешегова, Т. К. Продуктивность яровой пшеницы на фоне микробной инокуляции семян / Т. К. Шешегова, Л. М. Щеклеина, П. А. Стариков, Л. В. Волкова // Экология родного края: проблемы и пути их решения. Материалы XVIII Всероссийской научно-практической конференции с международным участием. – Киров: Вятский государственный университет. – 2023. – С. 162–168.

117. Шешегова, Т. К. Фитопатогенная биота в условиях потепления климата (обзор) / Т. К. Шешегова, Л. М. Щеклеина // Теоретическая и прикладная экология. – 2022. – № 3. – С. 6–13. – DOI: 10.25750/1995-4301-2022-3-006-013.

118. Широких, А. А. Опыт совместного культивирования гриба *Hericium erinaceus* и цианобактерий / А. А. Широких, Л. И. Домрачева, И. Г. Широких, Л. В. Трефилова, А. Л. Ковина, Ю. Н. Зыкова, К. А. Широкова // Экология родного края: проблемы и пути их решения. Материалы XIII Всероссийской научно-практической конференции с международным участием, Киров, 23–24 апреля 2018 года. Т. 2. – Киров: ВятГУ, 2018. – С. 48–51.

119. Широких, А. А. Утилизация сменных тепличных грунтов с использованием местных штаммов почвенных микроорганизмов-деструкторов / А. А. Широких, Е. В. Товстик, Р. И. Абубакирова, Я. И. Назарова, О. Н. Шуплецова, К. И. Пересторонин, И. Г. Широких // Теоретическая и прикладная экология. – 2015. – № 2. – С. 60–66.

120. Шлык, А. А. Определение хлорофиллов и каротиноидов в экстрактах зеленых листьев / А. А. Шлык // Биохимические методы в физиологии растений. М.: Наука, 1971. – С. 154–171.

121. Шмидт, В. М. Статистические методы в сравнительной флористике / В. М. Шмидт // Л.: Изд-во ЛГУ, 1980 – 175 с.

122. Abbas, A. *Trichoderma* spp. as antagonist of *Rhizoctonia solani* / A. Abbas, D. Jiang, Y. Fu // J Plant Pathol Microbiol. – 2017. – Т. 8. – No. 3. – P. 1–9. DOI:10.4172/2157-7471.1000402

123. Abdul-Baki, A. A. Vigor determination in soybean seed by multiple criteria 1 / A. A. Abdul-Baki, J. D. Anderson // Crop science. – 1973. – V. 13. – No. 6. – P. 630–633.

124. Abo-Elyousr, K. A. M. Isolation of *Trichoderma* and evaluation of their antagonistic potential against *Alternaria porri* / K. A. M. Abo-Elyousr, S. I. I. Abdel-Hafez, I. R. Abdel-Rahim // Journal of Phytopathology. – 2014. – V. 162. – No. 9. – P. 567–574. DOI: 10.1111/jph.12228

125. Ahluwalia, V. Comparative evaluation of two *Trichoderma harzianum* strains for major secondary metabolite production and antifungal activity / V. Ahluwalia, J. Kumar, V. S. Rana, O. P. Sati, S. Walia // Nat. Prod. Res. – 2015. – V. 29. – No. 10. – P. 914–920. DOI: 10.1080/14786419.2014.958739

126. Alfiky, A. Deciphering *Trichoderma*–plant–pathogen interactions for better development of biocontrol applications / A. Alfiky, L. Weisskopf // J Fungi. – 2021. – V. 7. – No. 1. – Article No. 61. DOI:10.3390/jof7010061
127. Aliyat, F. Z. Isolation and characterization of phosphate solubilizing bacteria from phosphate solid sludge of the Moroccan phosphate mines / F. Z. Aliyat, M. Maldani, M. El Guilli, L. Nassiri, J. Ibijbijen // The Open Agriculture Journal. – 2020. – V. 14. – No. 1. – P. 16–24. DOI: 10.2174/1874331502014010016
128. Al-Maadhidi, J. F. Effect of exudates excreted by *Trichoderma harzianum* on the nitrogen fixation (C_2H_2 -reduction) rate of the cyanobacteria *Anabaena variabilis* / J. F. Al-Maadhidi, A. L. Madenat // The Journal of Madinat Al-alem University collage publisher researches in all fields related to the academic departments of the college. – 2009. – P. 21.
129. Al-Maadhidi, J. F. Effects of the fungi *Trichoderma harzianum* and *Aspergillus flavus* on the nitrogen fixation and growth of the alga *Anabaena variabilis* / J. F. Al-Maadhidi, E. Henriksson // Oikos. – 1980. – P. 115–119.
130. Altomare, C. Solubilization of phosphates and micronutrients by the plant-growth-promoting and biocontrol fungus *Trichoderma harzianum* Rifai 1295-22 / C. Altomare, W. A. Norvell, T. Björkman, G. E. Harman // Appl. Environ. Microbiol. – 1999. – V. 65. – No. 7. – P. 2926–2933. DOI: 10.1128/aem.65.7.2926-2933.1999
131. Álvarez-García, S. Volatile organic compound chamber: A novel technology for microbiological volatile interaction assays / S. Álvarez-García, S. Mayo-Prieto, G. Carro-Huerga, A. Rodríguez-González, O. González-López, S. Gutiérrez, P. A. Casquero // J. Fungi. – 2021 – V. 7. – No. 4. DOI: 10.3390/jof7040248
132. Anwer, M. A. Abiotic stress tolerant *Trichoderma asperellum* Tvbl from hot spring and its antagonistic potential against soil borne Phytopathogens / M. A. Anwer, B. K. Singh, B. D. Prasad, A. K. Yadav, P. Kumari // Int. Arch. Appl. Sci. Technol. – 2020. – V. 11. – No. 3. – P. 53–59. DOI: 10.15515/iaast.0976-4828.11.3.7090
133. Atanasova, L. Comparative transcriptomics reveals different strategies of *Trichoderma* mycoparasitism / L. Atanasova, S. Le Crom, S. Gruber, F. Couplier, V.

Seidl-Seiboth, C. P. Kubicek, I. S. Druzhinina // BMC Genomics – 2013. – V. 14. – No. 1. DOI: 10.1186/1471-2164-14-121

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

135. Bailey, B. A. Direct effects of *Trichoderma* and *Gliocladium* on plant growth and resistance to pathogens / B. A. Bailey, R. D. Lumsden // *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

136. Barbosa, J. Z. Improving yield and health of legume crops via co-inoculation with rhizobia and *Trichoderma*: a global meta-analysis / J. Z. Barbosa, M. Hungria, S. A. Prior, M. C. Moura, G. Poggere, A. C. V. Motta // Appl. Soil Ecol. – 2022. – V. 176. – Article No. 104493. DOI: 10.1016/j.apsoil.2022.104493

137. Battaglia, D. Tomato below ground-above ground interactions: *Trichoderma longibrachiatum* affects the performance of *Macrosiphum euphorbiae* and its natural antagonists / D. Battaglia, S. Bossi, P. Cascone, M. C. Digilio, J. D. Prieto, P. Fanti, E. Guerrieri, L. Iodice, G. Lingua, M. Lorito, M. E. Maffei, N. Massa, M. Ruocco, R. Sasso, V. Trotta // Mol. Plant-Microbe Interact. – 2013. – V. 26. – No. 10. – P. 1249–1256. DOI: 10.1094/MPMI-02-13-0059-R

138. Belhadj Benyahia, F. *Trichoderma atroviride* induces biochemical markers associated with resistance to *Fusarium culmorum*, the main crown rot pathogen of wheat in Algeria / F. Belhadj Benyahia, Z. Kthiri, W. Hamada, H. Bouregghda // Biocontrol Science and Technology. – 2020. – V. 31. – No. 4. – P. 357–372. DOI: 10.1080/09583157.2020.1853676

139. Benitez, T. Biocontrol mechanisms of *Trichoderma* strains / T. Benitez, A. M. Rincon, M. C. Limon, A. C. Codon // Int. Microbiol. – 2004. – Vol. 7. – No. 4. – P. 249–260. doi: 10.2436/IM.V7I4.9480

140. Bhardwaj, N. R. Characterization of volatile secondary metabolites from *Trichoderma asperellum* / N. R. Bhardwaj, J. Kumar // Journal of Applied and Natural Science. – 2017. – V. 9. – No. 2. – P. 954–959. DOI: 10.31018/jans.v9i2.1303
141. Bissett, J. A revision of the genus *Trichoderma*. IV. Additional notes on section *Longibrachiatum* / J. Bissett // Canadian Journal of Botany. – 2011. – V. 69. – No. 11. – P. 2418–2420. DOI: 10.1139/b91-299
142. Bononi, L. Phosphorus-solubilizing *Trichoderma* spp. from Amazon soils improve soybean plant growth / L. Bononi, J. B. Chiaramonte, C. C. Pansa, M. A. Moitinho, I. S. Melo // Sci. Rep. – 2020. – V. 10. – No. 1. – P. 1–13. DOI: 10.1038/s41598-020-59793-8
143. Boughalleb-M'hamdi, N. Evaluation of the efficiency of *Trichoderma*, *Penicillium*, and *Aspergillus* species as biological control agents against four soil-borne fungi of melon and watermelon / N. Boughalleb-M'hamdi, I. Ben Salem, M. M'hamdi // Egypt. J. Biol. Pest Control. – 2018. – V. 28. – No. 1. – P. 1–12. DOI: 10.1186/s41938-017-0010-3
144. Brunner, K. Improvement of the fungal biocontrol agent *Trichoderma atroviride* to enhance both antagonism and induction of plant systemic disease resistance / K. Brunner, S. Zeilinger, R. Ciliento, S. L. Woo, M. Lorito, C. P. Kubicek, R. L. Mach // Appl. Environ. Microbiol. – 2005. – V. 71. – No. 7. – P. 3959–3965. DOI: 10.1128/AEM.71.7.3959-3965.2005
145. Chaparro, A. P. Fungicide tolerance of *Trichoderma asperelloides* and *T. harzianum* strains / A. P. Chaparro, L. H. Carvajal, S. Orduz // Agricultural Sciences. – 2011. – V. 2. – No. 3. – P. 301–307. DOI: 10.4236/as.2011.23040
146. Chauhan, S. Potential of *Azotobacter* spp. as biocontrol agents against *Rhizoctonia solani* and *Fusarium oxysporum* in cotton (*Gossypium hirsutum*), guar (*Cyamopsis tetragonoloba*) and tomato (*Lycopersicon esculentum*) / S. Chauhan, K. Wadhwa, M. Vasudeva, N. Narula // Arch. Agron. Soil Sci. – 2012. – V. 58. – No. 12. – P. 1365–1385. DOI: 10.1080/03650340.2011.590134

147. Chet, I. *Trichoderma*: application, mode of action and potential as a biocontrol agent of soilborne plant pathogenic fungi / I. Chet // Innovative approaches to plant disease control. – 1987. – P. 137–160.

148. Chittenden, C. Antifungal activity of essential oils against wood degrading fungi and their applications as wood preservatives / C. Chittenden, T. Singh // Int. Wood Prod. J. – 2011. – V. 2. – No. 1. – P. 44–48. DOI: 10.1179/2042645311Y.0000000004

149. Cobas, M. Development of permeable reactive biobarrier for the removal of PAHs by *Trichoderma longibrachiatum* / M. Cobas, L. Ferreira, T. Tavares, M. A. Sanroman, M. Pazos // Chemosphere. – 2013. – V. 91. – No. 5. – P. 711–716. DOI: 10.1016/j.chemosphere.2013.01.028

150. Coninck, E. *Trichoderma atroviride* as a promising biocontrol agent in seed coating for reducing *Fusarium* damping-off on maize / E. Coninck, J. Scaufaire, M. Gollier, C. Liénard, G. Foucart, G. Manssens, F. Munaut, A. Legreve // Journal of applied microbiology. – 2020. – V. 129. – No. 3. – P. 637–651. DOI: 10.1111/jam.14641

151. Cutler, H. G. Koninginin A: a novel plant growth regulator from *Trichoderma koningii* / H. G. Cutler, D. S. Himmelsbach, R. F. Arrendale, P. D. Cole, R. H. Cox // Agric. Biol. Chem. – 1989. – V. 53. – No. 10. – P. 2605–2611. DOI: 10.1080/00021369.1989.10869746

152. Cutler, H. G. Koninginin B: a biologically active congener of koninginin A from *Trichoderma koningii* / H. G. Cutler, D. S. Himmelsbach, B. Yagen, R. F. Arrendale, J. M. Jacyno, P. D. Cole, R. H. Cox // J. Agric. Food Chem. – 1991. – V. 39. – No. 5. – P. 977–980. DOI: 10.1021/jf00005a035

153. Das, A. Field efficacy of *Trichoderma hamatum* and *Rhizobium* against wilt complex of green gram / A. Das, S. S. Mahapatra // The Pharma Innovation Journal. – 2023. – V. 12. – No. 10. – P. 783–786.

154. Das, S. Diversity and composition of the North Sikkim hot spring mycobiome using a culture-independent method / S. Das, G. Roy, I. N. Najar, M. T.

Sherpa, N. Thakur // *Folia microbiologica*. – 2021. – V. 66. – P. 457–468. DOI: 10.1007/s12223-021-00859-z

155. Das, T. *In vitro* compatibility study between the *Rhizobium* and native *Trichoderma* isolates from lentil rhizospheric soil / T. Das, S. Mahapatra, S. Das // *Int. J. Curr. Microbiol. Appl. Sci.* – 2017. – V. 6. – No. 8. – P. 1757–1769. DOI: 10.20546/ijcmas.2017.608.208

156. De Oliveira, R. *Trichoderma* in the phytopathogenic biocontrol / R. de Oliveira, L. Chagas, A. Martins, M. Souza, L. Gomes, A. Junior // *Bulgarian Journal of Agricultural Science*. – 2022. – V. 28. – No. 4. – P. 717–724.

157. Debnath, S. Potential of *Trichoderma* species as biofertilizer and biological control on *Oryza sativa* L. cultivation / S. Debnath, G. Chakraborty, S. S. Dutta, S. R. Chaudhuri, P. Das, A. K. Saha // *Biotecnología Vegetal*. – 2020. – V. 20. – No. 1. – P. 1–16.

158. Druzhinina, I. S. Novel traits of *Trichoderma* predicted through the analysis of its secretome / I. S. Druzhinina, E. Shelest, C. P. Kubicek // *FEMS microbiology letters*. – 2012. – V. 337. – No. 1. – P. 1–9. DOI: 10.1111/j.1574-6968.2012.02665.x

159. Dunlop, R. W. An antibiotic from *Trichoderma koningii* active against soilborne plant pathogens / R. W. Dunlop, A. Simon, K. Sivasithamparam, E. L. Ghisalberti // *Journal of Natural Products*. – 1989. – V. 52. – No. 1. – P. 67–74. DOI: 10.1021/np50061a008

160. Es-Soufi, R. Biocontrol Potential of *Bacillus amyloliquefaciens* Bc2 and *Trichoderma harzianum* TR against strawberry anthracnose under laboratory and field conditions / R. Es-Soufi, H. Tahiri, L. Azaroual, A. El Oualkadi, P. Martin, A. Badoc, A. Lamarti // *Agricultural Sciences*. – 2020. – V. 11. – P. 260–277. DOI: 10.4236/as.2020.113017

161. European Food Safety Authority (EFSA) et al. Peer review of the pesticide risk assessment of the active substance *Trichoderma atroviride* strain AT10 // *EFSA Journal*. – 2022. – V. 20. – No. 4. – P. e07200. DOI: 10.2903/j.efsa.2022.7200

162. Fenta, L. Biocontrol potential of trichoderma and yeast against post harvest fruit fungal diseases: a review / L. Fenta, H. Mekonnen, T. Gashaw // World News Nat. Sci. – 2019. – V. 27. – P. 153–173.

163. Gal-Hemed, I. Marine isolates of *Trichoderma* spp. as potential halotolerant agents of biological control for arid-zone agriculture / I. Gal-Hemed, L. Atanasova, M. Komon-Zelazowska, I. S. Druzhinina, A. Viterbo, O. Yarden // Applied and environmental microbiology. – 2011. – V. 77. – No. 15. – P. 510–5109. DOI: 10.1128/AEM.00541-11

164. Garnica-Vergara, A. The volatile 6-pentyl-2H-pyran-2-one from *Trichoderma atroviride* regulates *Arabidopsis thaliana* root morphogenesis via auxin signaling and *ETHYLENE INSENSITIVE 2* functioning / A. Garnica-Vergara, S. Barrera-Ortiz, E. Muñoz-Parra, J. Raya-González, A. Méndez-Bravo, L. Macías-Rodríguez, L. F. Ruiz-Herrera, J. López-Bucio // New Phytol. – 2016. – V. 209. – No. 4. – P. 1496–1512. DOI: 10.1111/nph.13725

165. Goswami, J. Management of root knot nematode on tomato through application of fungal antagonists, *Acremonium strictum* and *Trichoderma harzianum* / J. Goswami, R. K. Pandey, J. P. Tewari, B. K. Goswami // J. Environ. Sci. Health B. – 2008. – V. 43. – No. 3. – P. 237–240. DOI: 10.1080/03601230701771164

166. Grinyer, J. Proteomic response of the biological control fungus *Trichoderma atroviride* to growth on the cell walls of *Rhizoctonia solani* / J. Grinyer, S. Hunt, M. McKay, B. R. Herbert, H. Nevalainen // Current Genetics. – 2005. – V. 47. – No. 6. – P. 381–388. DOI: 10.1007/s00294-005-0575-3

167. Guo, Q. Structures and biological activities of secondary metabolites from the *Trichoderma* genus (covering 2018–2022) / Q. Guo, L. Shi, X. Wang, D. Li, Z. Yin, J. Zhang, G. Ding, L. Chen // J. Agric. Food Chem. – 2023. – V. 71. – No. 37. – P. 13612–13632. DOI: 10.1021/acs.jafc.3c04540

168. Guzmán-Guzmán, P. *Trichoderma*: a multifunctional agent in plant health and microbiome interactions / P. Guzmán-Guzmán, H. Etesami, G. Santoyo // BMC microbiology. – 2025. – V. 25. – No. 1. – P. 434. DOI: 10.1186/s12866-025-04158-2

169. Hanada, R. E. Biocontrol potential of *Trichoderma martiale* against the black-pod disease (*Phytophthora palmivora*) of cacao / R. E. Hanada, A. W. Pomella, W. Soberanis, L. L. Loguercio, J. O. Pereira // *Biological Control*. – 2009. – V. 50. – No. 2. – P. 143–149. DOI: 10.1016/j.biocontrol.2009.04.005
170. Harman, G. E. Overview of mechanisms and uses of *Trichoderma* spp. / G. E. Harman // *Phytopathology*. – 2006. – V. 96. – No. 2. P. 190–194. DOI: 10.1094/PHYTO-96-0190
171. Hassanein, N. M. Biopotential of some *Trichoderma* spp. against cotton root rot pathogens and profiles of some of their metabolites / N. M. Hassanein // *African Journal of Microbiology Research*. – 2012. – V. 6. – No. 23. – P. 4878–4890. DOI: 10.5897/ajmr11.1088
172. Hjeljord, L. G. Antagonism of nutrient-activated conidia of *Trichoderma harzianum* (atroviride) P1 against *Botrytis cinerea* / L. G. Hjeljord, A. Stensvand, A. Tronsmo // *Phytopathology*. – 2001. – V. 91. – No. 12. – P. 1172–1180. DOI: 10.1094/PHYTO.2001.91.12.1172
173. Hoyos-Carvajal, L. Growth stimulation in bean (*Phaseolus vulgaris* L.) by *Trichoderma* / L. Hoyos-Carvajal, S. Orduz, J. Bissett // *Biol. Control*. – 2009. – V. 51 – No. 3. – P. 409–416. DOI: 10.1016/j.biocontrol.2009.07.018
174. Hughes, K. A. Tolerance of Antarctic soil fungi to hydrocarbons / K. A. Hughes, P. Bridge, M. S. Clark // *Science of the Total Environment*. – 2007. – V. 372. – No. 2–3. – P. 539–548. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2006.09.016
175. Humphris, S. N. The effects of specific volatile organic compounds produced by *Trichoderma* spp. on the growth of wood decay basidiomycetes / S. N. Humphris, R. E. Wheatley, A. Bruce // *Wood Science and Technology Holzforschung*. – 2001. – V. 55. – No. 3. – P. 233–237. DOI: 10.1515/HF.2001.038
176. Imran, M. Screening and biocontrol evaluation of indigenous native *Trichoderma* spp. against early blight disease and their field assessment to alleviate natural infection / M. Imran, K. A. M. Abo-Elyousr, M. A. Mousa, M. M. Saad // *Egypt. J. Biol. Pest Control*. – 2022. – V. 32. – No. 1. DOI: 10.1186/s41938-022-00544-4

177. Jacobs, P. H. Studies of fungi at Amundsen-Scott igy south pole base (1957) / P. H. Jacobs, H. C. Taylor, J. C. Shafer // Archives of Dermatology. – 1964. – V. 89. – No. 1. – P. 117–123. DOI: 10.1001/archderm.1964.01590250123021
178. Jahan, N. Evaluation of the growth performance of *Trichoderma harzianum* (Rifai.) on different culture media / N. Jahan, S. Sultana, S. K. Adhikary, S. Rahman, S. Yasmin // J. Agri. Vet. Sci. – 2013. – V. 3. – P. 44–50.
179. Jawad, A. L. M. Interactions between cyanobacteria and other microorganisms : diss. / L. M. A. Jawad. – University of Liverpool, 1982.
180. Jeleń, H. Formation of 6-n-pentyl-2H-pyran-2-one (6-PAP) and other volatiles by different *Trichoderma* species / H. Jeleń, L. Błaszczuk, J. Chełkowski, K. Rogowicz // Mycol Progress. – 2014. – V. 13. – No. 3. – P. 589–600. DOI: 10.1007/s11557-013-0942-2
181. Joseph, M. V. Production of antimicrobial and bacteriocin-like substances by *R. leguminosarum* / M. V Joseph, J. D. Desai, A. J. Desai // Appl. Environ. Microbiol. – 1983. – V. 45. – No. 2. – P. 532–535. DOI: 10.1128/aem.45.2.532-535.1983
182. Kakvan, N. Development of new bioformulations using *Trichoderma* and *Talaromyces* fungal for biological control of sugar beet damping-off disease / N. Kakvan, A. Heydari, H. R. Zamanizadeh, S. Rezaee, L. Naraghi // Crop. Prot. – 2013. – V. 53. – P. 80–84. DOI: 10.1016/j.cropro.2013.06.009
183. Kalaiselvi, S. *In vitro* assessment of antagonistic activity of *Trichoderma* sp. against *Sarocladium oryzae* causing sheath rot disease in paddy / S. Kalaiselvi, A. Panneerselvam // International Journal of Applied Biology and Pharmaceutical Technology. – 2011. – V. 2. – No. 1. – P. 179–183.
184. Keswani, C. Unraveling the efficient applications of secondary metabolites of various *Trichoderma* spp. / C. Keswani, S. Mishra, B. K. Sarma, S. P. Singh, H. B. Singh // Appl. Microbiol. Biotechnol. – 2014. – V. 98. – No. 2. – P. 533–544. DOI: 10.1007/s00253-013-5344-5

185. Khalid, M. The biological control of soil-borne pathogens by *Trichoderma* species / M. Khalid, M. Adnan // International Journal of Chemical and Biochemical Sciences. – 2022. – V. 21. – P. 346–358.
186. Khan, R. A. A. Bioactive secondary metabolites from *Trichoderma* spp. against phytopathogenic fungi / R. A. A. Khan, S. Najeeb, S. Hussain, B. Xie, Y. Li // Microorganisms. – 2020. – V. 8. – No. 6. DOI: 10.3390/microorganisms8060817
187. Khandelwal, M. Isolation, characterization & biomass production of *Trichoderma viride* using various agro products – a biocontrol agent / M. Khandelwal, S. Datta, J. Mehta, R. Naruka, K. Makhijani, G. Sharma, R. Kumar, S. Chandra // Advances in Applied Science Research. – 2012. – V. 3. – No. 6. – P. 3950–3955.
188. Klein, D. Ecology of *Trichoderma* / D. Klein, D. E. Eveleigh // *Trichoderma and Gliocladium*. – 1998. – V. 1. – P. 57–74.
189. Kottb, M. *Trichoderma* volatiles effecting *Arabidopsis*: from inhibition to protection against phytopathogenic fungi / M. Kottb, T. Gigolashvili, D. K. Großkinsky, B. Piechulla // Front. Microbiol. – 2015. – V. 6. – Article No. 995. – P. 1–14. DOI: 10.3389/fmicb.2015.00995
190. Kulling, C. M. Macromolecule diffusion is essential triggering of ech 42-gene expression before mycoparasitic contact of *Trichoderma atroviride* (= *T. harzianum* PI) with *Rhizoctonia solani* / C. M. Kulling, R. L. Marh, M. Lorito, C. P. Kubicek // Appl. Environ. Microbiol. – 2000. – V. 66. – No. 5. – P. 2232–2234. DOI: 10.1128/AEM.66.5.2232-2234.2000
191. Kumar, V. Phytopathogens: A Future Risk of a COVID-like Pandemic in Agriculture / V. Kumar // J. Mycopathol. Res. – V. 62. – No. 1. – P. 31–39. DOI: 2024doi.10.57023/JMycR.62.1.2024.031
192. Kusakabe, H. Extracellular production L-lysine α -oxidase in wheat bran culture of a strain of *Trichoderma viride* / H. Kusakabe, K. Kodama, A. Kuninaka, H. Yoshino, K. Soda // Agric. Biol. Chem. – 1979. – V. 43. – No. 12. – P. 2531–2535. DOI: 10.1271/bbb1961.43.2531
193. La Spada, F. *Trichoderma* counteracts the challenge of *Phytophthora nicotianae* infections on tomato by modulating plant defense mechanisms and the

expression of crinkler, necrosis-inducing *Phytophthora* protein 1, and cellulose-binding elicitor lectin pathogenic effectors / F. La Spada, C. Stracquadiano, M. Riolo, A. Pane, S. O. Cacciola // *Front. Plant Sci.* – 2020. – V. 11. – P. 1–16. DOI: 10.3389/fpls.2020.583539

194. Latunde-Dada, A. O. Biological control of southern blight disease of tomato caused by *Sclerotium rolfsii* with simplified mycelial formulations of *Trichoderma koningii* / A. O. Latunde-Dada // *Plant Pathology.* – 1993. – V. 42. – No. 4. – P. 522–529. DOI: 10.1111/j.1365-3059.1993.tb01532.x

195. Lee, S. Volatile organic compounds emitted by *Trichoderma* species mediate plant growth / S. Lee, M. Yap, G. Behringer, R. Hung, J. W. Bennett // *Fungal Biol. Biotechnol.* – 2016. – V. 3. – No. 1. – P. 1–14. DOI: 10.1186/s40694-016-0025-7

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

197. Li, M. F. Non-volatile metabolites from *Trichoderma* spp. / M. F. Li, G. H. Li, K. Q. Zhang // *Metabolites.* – 2019. – Vol. 9. – No. 3. DOI: 10.3390/metabo9030058

198. Loc, N. H. Characterisation and antifungal activity of extracellular chitinase from a biocontrol fungus, *Trichoderma asperellum* PQ34 / N. H. Loc, N. D. Huy, H. T. Quang, T. T. Lan, T. T. Thu Ha // *Mycology.* – 2019. – V. 11. – No. 1. – P. 38–48. DOI: 10.1080/21501203.2019

199. Manoharachary, C. *Trichoderma*: agricultural applications and beyond / C. Manoharachary, H. B. Singh, A. Varma (ed.). // Cham, Switzerland : Springer, 2020. – P. 87–112. DOI:10.1007/978-3-030-54758-5

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

201. Mendoza-Mendoza, A. Isolation and mass production of *Trichoderma* / A. Mendoza-Mendoza, A. Clouston, J. H. Li, M. F. Nieto-Jacobo, N. Cummings, J.

Steyaert, R. Hill // *Methods Mol. Biol.* – 2016. – V. 1477. – P. 13–20. DOI: 10.1007/978-1-4939-6367-6_2

202. Mergawy, M. M. Morphological characterization, fungicidal alternatives and biological control of *Peronospora farinosa* on chamomile / M. M. Mergawy, M. M. H. Hassanin, A. A. M. Ali, H. Yousef // *Egyptian Journal of Biological Pest Control.* – 2023. – V. 33. – No. 1. – P. 68. DOI:10.1186/s41938-023-00713-z

203. Metcalf, D. A. The process of antagonism of *Sclerotium cepivorum* in white rot affected onion roots by *Trichoderma koningii* / D. A. Metcalf, C. R. Wilson // *Plant Pathology.* – 2001. – V. 50. – No. 2. – P. 249–257. DOI: 10.1046/j.1365-3059.2001.00549.x

204. Mohamed, A. Biological control of root rot disease and growth promotion in fenugreek (*Trigonella foenum-graecum* L.) mediated by microbial antagonism / A. Mohamed, N. Hagaggi // *Egypt. J. Bot.* – 2020. – V. 61. P. 241–253. DOI: 10.21608/EJBO.2020.40834.1546

205. Mohamed, Z. A. Growth inhibition of the cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* and degradation of its microcystin toxins by the fungus *Trichoderma citrinoviride* / Z. A. Mohamed, M. Hashem, S. A. Alamri // *Toxicon.* – 2014. – V. 86. – P. 51–58. DOI: 10.1016/j.toxicon.2014.05.008

206. Mukherjee, P. K. *Trichoderma* research in the genome era / P. K. Mukherjee, B. A. Horwitz, A. Herrera-Estrella, M. Schmoll, C. M. Kenerley // *Annu Rev Phytopathol.* – 2013. – V. 51. – P. 105–129. DOI: 10.1146/annurev-phyto-082712-102353

207. Mweetwa, A. M. Nodulation, nutrient uptake and yield of common bean inoculated with *Rhizobia* and *Trichoderma* in an acid soil / A. M. Mweetwa, G. Chilombo, B. M. Gondwe // *J. Agric. Sci.* – 2016. – V. 8. – No. 12. – P. 61–71. DOI: 10.5539/jas.v8n12p61

208. Nagaraja, H. Antifungal activity of *Azotobacter nigricans* against trichothecene-producing *Fusarium* species associated with cereals / H. Nagaraja, G. Chennappa, S. Rakesh, M. K. Naik, Y. S. Amaresh, M. Y. Sreenivasa // *Food science*

and biotechnology. – 2016. – V. 25. – No. 4. – P. 1197–1204. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10068-016-0190-8>

209. Nagaraja, H. Antifungal potential of *Azotobacter salinestris* strain Azt 31 against phytopathogenic *Fusarium* spp. associated with cereals / H. Nagaraja, G. Chennappa, N. Deepa, M. K. Naik, K. Ajithkumar, Y. S. Amaresh, P. N. Achar, M. Y. Sreenivasa // Journal of Fungi. – 2022. – V. 8. – No. 5. – P. 473. DOI: 10.3390/jof8050473

210. Nandi, R. Antimicrobial activity of *Rhizobium japonicum* and *Bradyrhizobium japonicum* on different plant pathogenic fungal strains / R. Nandi, J. Bara, P. Shrivastava // Biosci. Biotechnol. Res. Commun. – 2019. – V. 12. – P. 435–439. DOI: 10.21786/bbrc/12.2/28

211. Naseby, D. C. Effect of biocontrol strains of *Trichoderma* on plant growth, *Pythium ultimum* populations, soil microbial communities and soil enzyme activities / D. C. Naseby, J. A. Pascual, J. M. Lynch // Journal of applied microbiology. – 2000. – V. 88. – No. 1. – P. 161–169. DOI:10.1046/j.1365-2672.2000.00939.x

212. Neelipally, R. T. K. R. Effect of co-inoculation of *Bradyrhizobium* and *Trichoderma* on growth, development, and yield of *Arachis hypogaea* L. (Peanut) / R. T. K. R. Neelipally, A. O. Anoruo, S. Nelson // Agronomy. – 2020. – V. 10. – No. 9. – Article No. 1415. DOI: 10.3390/agronomy10091415

213. Nishanth, S. Untargeted GC–MS reveals differential regulation of metabolic pathways in cyanobacterium *Anabaena* and its biofilms with *Trichoderma viride* and *Providencia* sp. / S. Nishanth, R. Prasanna // Current Research in Microbial Sciences. – 2022. – V. 3. DOI: 10.1016/j.crmicr.2022.100174

214. Öğüt, M. Micronutrient composition of field-grown dry bean and wheat inoculated with *Azospirillum* and *Trichoderma* / M. Öğüt, F. Er // J. Plant Nutr. Soil Sci. – 2006. – V. 169. – No. 5. – P. 699–703. – DOI: 10.1002/jpln.200520597

215. Öğüt, M. Single and double inoculation with *Azospirillum/Trichoderma*: the effects on dry bean and wheat / M. Öğüt, C. Akdağ, O. Düzdemir, M. A. Sakin // Biol. Fertil. Soils. – 2005. – V. 41. – No. 4. – P. 262–272. DOI: 10.1007/s00374-004-0818-3

216. Oh, S. U. Atroviridins AC and neatroviridins AD, novel peptaibol antibiotics produced by *Trichoderma atroviride* F80317 I. taxonomy, fermentation, isolation and biological activities / S. U. Oh, B. S. Yun, S. J. Lee, J. H. Kim, I. D. Yoo // The Journal of Antibiotics. – 2002. – V. 55. – No. 6. – P. 557–564. DOI: 10.7164/antibiotics.55.557
217. Oszako, T. *Trichoderma asperellum* efficiently protects *Quercus robur* leaves against *Erysiphe alphitoides* / T. Oszako, D. Voitka, M. Stocki, N. Stocka, J. A. Nowakowska, A. Linkiewicz, T. Hsiang, L. Belbahri, D. Berezovska, T. Malewski // Eur. J. Plant Pathol. – 2021. – V. 159. – No. 2. – P. 295–308. DOI: 10.1007/s10658-020-02162-y
218. Pan, S. Characterization of antagonistic potential of *Trichoderma* spp. against some soil borne plant pathogens / S. Pan, S. Bhagat // Journal of Biological Control. – V. 22. – No. 1. – P. 43–49. DOI: 10.18311/jbc/2008/3796
219. Panizel, I. Eight new peptaibols from sponge-associated *Trichoderma atroviride* / I. Panizel, O. Yarden, M. Ilan, S. Carmeli // Marine Drugs. – 2013. – V. 11. – No. 12. – P. 4937–4960. DOI: 10.3390/md11124937
220. Papavizas, G. C. *Trichoderma* and *Gliocladium*: biology, ecology and potential for biocontrol / G. C. Papavizas // Annu Rev Phytopathol. – 1985. – V. 23. – P. 23–54. DOI:10.1146/annurev.py.23.090185.000323
221. Parker, S. R. Koninginin C: a biologically active natural product from *Trichoderma koningii* / S. R. Parker, H. G. Cutler, P. R. Schreiner // Biosci. Biotechnol. Biochem. – 1995. – V. 59. – No. 6. – P. 1126–1127. DOI: 10.1271/bbb.59.1126
222. Peixoto, G. H. S. *Trichoderma* collection from Brazilian soil reveals a new species: *T. cerradensis* Sp. nov / G. H. S. Peixoto, R. A. F. da Silva, A. B. Zacaroni, T. F. Silva, P. Chaverri, D. B. Pinho, S. C. M. de Mello // Frontiers in Microbiology. – 2025. – V. 16. – P. 1279142. DOI: 10.3389/fmicb.2025.1279142
223. Prasanna, R. Cyanobacteria-based bioinoculants influence growth and yields by modulating the microbial communities favourably in the rhizospheres of maize hybrids / R. Prasanna, A. Kanchan, B. Ramakrishnan, K. Ranjan Kunal, S.

Venkatachalam, F. Hossain, Y. S. Shivay, P. Krishnan, L. Nain // European Journal of Soil Biology. – 2016. – V. 75. – P. 15–23. DOI: 10.1016/j.ejsobi.2016.04.001

224. Prasanna, R. Evaluating the efficacy of cyanobacterial formulations and biofilmed inoculants for leguminous crops / R. Prasanna, S. Triveni, N. Bidyarani, S. Babu, K. Yadav, A. Adak, S. Khetarpal, M. Pal, Y. S. Shivay, A. K. Saxena // Archives of Agronomy and Soil Science. – 2013. – V. 60. – No. 3. – P. 349–366. DOI: 10.1080/03650340.2013.792407

225. Prasanna, R. Prospecting cyanobacteria-fortified composts as plant growth promoting and biocontrol agents in cotton / R. Prasanna, S. Babu, N. Bidyarani, A. Kumar, S. Triveni, D. Monga, A. K. Mukherjee, S. Kranthi, N. Gokte-Narkhedkar, A. Adak, K. Yadav, L. Nain, A. K. Saxena // Exp. Agric. – 2014. – V. 51. – No. 1. – P. 42–65. DOI: 10.1017/S0014479714000143

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

227. Reino, J. L. Secondary metabolites from species of the biocontrol agent *Trichoderma* / J. L. Reino, R. F. Guerrero, R. Hernández-Galán, I. G. Collado // Phytochem. Rev. – 2008. – V. 7. – No. 1. – P. 89–123. DOI: 10.1007/s11101-006-9032-2

228. Rifai, M. A. A revision of genus *Trichoderma* / M. A. Rifai // Mycological Papers. – 1969 – V. 116. – P. 1–56.

229. Roberge, L. F. Agriculture, biological weapons and agrobioterrorism: a review / L. F. Roberge // EC Agriculture. – 2015. – V. 1. – No. 4. – P. 182-200.

230. Rodelas, B. Symbiotic effectiveness and bacteriocin production by *Rhizobium leguminosarum* bv. *viciae* isolated from agricultural soils in Spain / B. Rodelas, J. González-López, V. Salmerón, M. V Martínez-Toledo, C. Pozo // Appl. Soil Ecol. – 1998. – V. 8. – No. 1. – P. 51–60. DOI: 10.1016/S0929-1393(97)00066-8

231. Rodriguez-Gonzalez, A. Investigations of *Trichoderma* spp. and *Beauveria bassiana* as biological control agent for *Xylotrechus arvicola*, a major insect pest in

Spanish vineyards / A. Rodriguez-Gonzalez, G. Carro-Huerga, S. Mayo-Prieto, A. Lorenzana, S. Gutiérrez, , H. J. Pelaez, P. A. Casquero // Journal of economic entomology. – 2018. – V. 111. – No. 6. – P. 2585–2591. DOI: 10.1093/jee/toy256

232. Saber, W. I. A. Synergistic effect of *Trichoderma* and *Rhizobium* on both biocontrol of chocolate spot disease and induction of nodulation, physiological activities and productivity of *Vicia faba* / W. I. A. Saber, K. M. Abd El-Hai, K. M. Ghoneem // Res. J. Microbiol. – 2009. – V. 4 – No. 8. – P. 286–300. DOI: 10.3923/jm.2009.286.300

233. Salas-Marina, M. A. Colonization of *Arabidopsis* roots by *Trichoderma atroviride* promotes growth and enhances systemic disease resistance through jasmonic acid/ethylene and salicylic acid pathways / M. A. Salas-Marina, M. A. Silva-Flores, E. E. Uresti-Rivera, E. Castro-Longoria, A. Herrera-Estrella, S. Casas-Flores // European Journal of Plant Pathology. – 2011. – V. 131. – P. 15–26. DOI:10.1007/s10658-011-9782-6

234. Sánchez-Espinosa, A. C. The cause and potential solution to the *Fusarium* wilt disease in banana plants / A. C. Sánchez-Espinosa, J. L. Villarruel-Ordaz, L. D. Maldonado-Bonilla // Terra Latinoam. – 2020. – V. 38. – No. 2. – P. 435–442. DOI: 10.28940/TERRA.V38I2.617

235. Sankar, P. Compatibility of antagonists with *Azospirillum* in sesamum / P. Sankar, R. Jeyarajan // Indian Phytopathology. – 1996. – V. 49. – No. 1. – P. 67–71.

236. Schmoll, M. Biology and biotechnology of *Trichoderma* / M. Schmoll, A. Schuster // Appl. Microbiol. Biotechnol. – 2010. – V. 87. – No. 3. – P. 787–799. DOI: 10.1007/s00253-010-2632-1

237. Seaby, D. A. Differentiation of *Trichoderma* taxa associated with mushroom production / D. A. Seaby // Plant Pathol. – 1996. – V. 45. – No. 5. – P. 905–912. DOI: 10.1111/j.1365-3059.1996.tb02901.x

238. Shaban, W. I. 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 / W. I. Shaban, M. A. El-Bramawy // Int. Res. J. Agric. Sci. Soil Sci. – 2011. – V. 1. – No. 3. – P. 98–108.

239. Sharifi Tehrani, A. Antagonistic effects of *Trichoderma harzianum* on *Phytophthora drechsleri*, the causal agent of cucumber damping-off / A. Sharifi Tehrani, S. Nazari // Acta Hort. – 2004. – V. 635. – P. 137–139. DOI: 10.17660/ActaHortic.2004.635.17
240. Singh, A. Review on Plant-*Trichoderma*-Pathogen Interaction / A. Singh, N. Shukla, B. C. Kabadwal, A. K. Tewari, J. Kumar // Int. J. Curr. Microbiol. Appl. Sci. – 2018. – V. 7. – No. 2. – P. 2382–2397. DOI: 10.20546/ijcmas.2018.702.291
241. Singh, J. Screening, isolation and characterization of heat stress tolerant *Trichoderma* isolates: sustainable alternative to climate change / J. Singh, R. S. Rajput, P. Singh, S. Ray, A. Vaishnav, S. M. Singh, H. B. Singh // Plant Archives. – 2021. – V. 21 – No. 1. – P. 1717–1734. DOI: 10.51470/PLANTARCHIVES.2021.v21.no1.235
242. Sinsabaugh, R. L. Scaling microbial biomass, metabolism and resource supply / R. L. Sinsabaugh, J. J. F. Shah, S. G. Findlay, K. A. Kuehn, D. L. Moorhead // Biogeochemistry. – 2015. – V. 122. – P. 175–190. DOI: 10.1007/s10533-014-0058-z
243. Sobowale, A. A. Fungitoxicity of *Trichoderma longibrachiatum* (Rifai) metabolites against *Fusarium oxysporum*, *Aspergillus niger* and *Aspergillus tamari* / A. A. Sobowale, L. C. Uzoma, A. O. Aduramigba-Modupe, B. A. Bamkefa // American Journal of Plant Sciences. – 2022. – V. 13. – No. 7. – P. 984–993. DOI: 10.4236/ajps.2022.137065
244. Sood, M. *Trichoderma*: The “secrets” of a multitalented biocontrol agent / M. Sood, D. Kapoor, V. Kumar, M. S. Sheteiwiy, M. Ramakrishnan, M. Landi, F. Araniti, A. Sharma // Plants. – 2020. – V. 9. – No. 6. – P. 762. DOI: 10.3390/plants9060762
245. Srivastava, M. *Trichoderma*: a magical weapon against soil borne pathogens / M. Srivastava, S. Pandey, M. Shahid, V. Kumar, A. Singh, S. Trivedi, Y. K. Srivastava // African Journal of Agricultural Research. – 2015. – V. 10. No. 50. – P. 4591–4598. DOI: 10.5897/ajar2015.10192
246. Susi, P. Biological control of wood decay against fungal infection / P. Susi, G. Aktuganov, J. Himanen, T. Korpela // Journal of Environmental Management. – 2011. – V. 92. – No. 7. – P. 1681–1689. DOI: 10.1016/j.jenvman.2011.03.004

247. Tamandegani, P. R. Changes in peptaibol production of *Trichoderma* species during *in vitro* antagonistic interactions with fungal plant pathogens / P. R. Tamandegani, T. Marik, D. Zafari, D. Balázs, C. Vágvölgyi, A. Szekeres, L. Kredics // *Biomolecules*. – 2020. – V. 10. – No. 5. DOI: 10.3390/biom10050730
248. Tandon, A. Phosphate solubilization by *Trichoderma koningiopsis* (NBRI-PR5) under abiotic stress conditions / A. Tandon, T. Fatima, Anshu, D. Shukla, P. Tripathi, S. Srivastava, P. C. Singh // *J. King Saud Univ. – Sci.* – 2020. – V. 32. – No. 1. – P. 791–798. DOI: 10.1016/j.jksus.2019.02.001
249. Tanwar, A. Arbuscular mycorrhizal fungi and *Trichoderma viride* mediated *Fusarium* wilt control in tomato / A. Tanwar, A. Aggarwal, V. Panwar // *Biocontrol Science and Technology*. – 2013. – V. 23. – P. 485–498. DOI: 10.1080/09583157.2013.772561
250. Tortora, M. L. *Azospirillum brasilense* siderophores with antifungal activity against *Colletotrichum acutatum* / M. L. Tortora, J. C. Díaz-Ricci, R. O. Pedraza // *Arch. Microbiol.* – 2011. – V. 193. – No. 4. – P. 275–286. DOI: 10.1007/s00203-010-0672-7
251. Tripathi, P. *Trichoderma*: a potential bioremediator for environmental clean up / P. Tripathi, P. C. Singh, A. Mishra, P. S. Chauhan, S. Dwivedi, R. T. Bais, R. D. Tripathi // *Clean Technologies and Environmental Policy*. – 2013. – V. 15. – P. 541–550. DOI:10.1007/s10098-012-0553-7
252. Velmourougane, K. Cyanobacterium-based bacterial and fungal biofilms as economically viable and climate smart biostimulants for Bt-cotton in rainfed Vertisol / K. Velmourougane, R. Prasanna, M. Angamuthu, L. R. Harinkhede, P. T. Bansod, J. B. Vaidya, Y. G. Prasad // *Journal of Applied Phycology*. – 2025. – P. 1-17. DOI: 10.1007/s10811-025-03671-1
253. Velmourougane, K. *Trichoderma*–*Azotobacter* biofilm inoculation improves soil nutrient availability and plant growth in wheat and cotton / K. Velmourougane, R. Prasanna, G. Chawla, L. Nain, A. Kumar, A. K. Saxena // *J. Basic Microbiol.* – 2019 – V. 59. – No. 6. – P. 632–644. DOI: 10.1002/jobm.201900009

254. Velmourougane, K. *Trichoderma*–*Azotobacter* biofilm-based formulation enhance natural plant defense enzyme activities in wheat and cotton seedlings / K. Velmourougane, R. Prasanna // National Academy Science Letters. – 2024. – V. 47. – P. 61–64. DOI: 10.1007/s40009-023-01324-w

255. Vinale, F. Harzianic acid, an antifungal and plant growth promoting metabolite from *Trichoderma harzianum* / F. Vinale, G. Flematti, K. Sivasithamparam, M. Lorito, R. Marra, B. W. Skelton, E. L. Ghisalberti // Journal of Natural Products. – 2009. – V. 72. – No. 11. – P. 2032–2035. DOI: 10.1021/np900548p

256. Vinale, F. Harzianic acid: a novel siderophore from *Trichoderma harzianum* / F. Vinale, M. Nigro, K. Sivasithamparam, G. Flematti, E. L. Ghisalberti, M. Ruocco, R. Varlese, R. Marra, S. Lanzuise, A. Eid, S. L. Woo, M. Lorito // FEMS Microbiol. Lett. – 2013. – V. 347. – No. 2. – P. 123–129. DOI: 10.1111/1574-6968.12231

257. Waterborg, J. H. The Lowry method for protein quantitation / J. H. Waterborg // The protein protocols handbook. – 2009. – P. 7–10.

258. Wheatley, R. Effect of substrate composition on production of volatile organic compounds from *Trichoderma* spp. inhibitory to wood decay fungi / R. Wheatley, C. Hackett, A. Bruce, A. Kundzewicz // International Biodeterioration & Biodegradation. – 1997. – V. 39. – No. 2–3. – P. 199–205. DOI: 10.1016/S0964-8305(97)00015-2

259. Woo, S. L. *Trichoderma*-based products and their widespread use in agriculture / S. L. Woo, M. Ruocco, F. Vinale, M. Nigro, R. Marra, N. Lombardi, A. Pascale, S. Lanzuise, G. Manganiello, M. Lorito // Open Mycol. J. – 2014. – V. 8. – No. 1. – P. 71–126. DOI: 10.2174/1874437001408010071

260. Yao, X. *Trichoderma* and its role in biological control of plant fungal and nematode disease / X. Yao, H. Guo, K. Zhang, M. Zhao, J. Ruan, J. Chen // Front. Microbiol. – 2023. – V. 14. – P. 1–15. DOI: 10.3389/fmicb.2023.1160551

261. Zaidi, A. Recent advances in plant growth promotion by phosphate-solubilizing microbes / A. Zaidi, M. Khan, P. Wani, M. Ahemad, M. Oves, P. A. Wani

// Microbial Strategies for Crop Improvement. Musarrat. Berlin; Heidelberg: Springer, 2009. – P. 23–50. DOI: 10.1007/978-3-642-01979-1_2

262. Zhao, S. J. Effects of *Trichoderma koningii* on seed germination of wheat and cucumber / S. J. Zhao, S. Liang, X. Y. Qiu, R. Xu, Z. G. Zhang, Y. D. Chang, Y. P. Yao // Journal of Shanxi Agricultural Sciences. – 2022. – V. 50. – No. 7. P. 1043–1049. DOI: 10.3969/j.issn.1002-2481.2022.07.17

263. Zheng, F. Flavonoid synthesis is crucial for *Trichoderma asperellum*-induced systemic resistance to root-knot nematodes in tomato plants / F. Zheng, Y. Fu, P. Yu, C. Qin, T. Guo, H. Xu, J. Chen, G. J. Ahammed, A. Liu, S. Chen // Plant Physiology and Biochemistry. – 2024. – V. 212. – P. 108706. DOI: 10.1016/j.plaphy.2024.108706

ПРИЛОЖЕНИЯ

Приложение 1

Состав питательных сред

Питательная среда	Состав, г/л
Чапека	Сахароза – 30; NaNO ₃ – 2; KH ₂ PO ₄ – 1; MgSO ₄ ·7H ₂ O – 0,5; KCl – 0,5; FeSO ₄ ·7H ₂ O – 0,01; агар-агар – 15,0; pH 4,5 ÷ 6,5.
Картофельный агар	Картофель – 200; агар-агар – 15,0; pH 5,5.
КГА	Картофель – 200; глюкоза – 20; агар-агар – 15,0; pH 4,5 ÷ 6,5.
КСА	Картофель – 200; сахароза – 20; агар-агар – 15,0; pH 5,5.
Среда Эшби	KH ₂ PO ₄ – 2; NaCl – 2; K ₂ SO ₄ – 1; MgSO ₄ – 2; CaCO ₃ (мел) – 5; сахароза – 20; pH 7,2.
Бобовый агар	Бобы – 50; сахароза – 2; KH ₂ PO ₄ – 1; MgSO ₄ ·7H ₂ O – 0,3; агар-агар – 15,0; pH 5,5.
Среда Громова №6 без азота	CaCl ₂ – 0,15; MgSO ₄ ·7H ₂ O – 0,2; K ₂ HPO ₄ – 0,2; NaHCO ₃ – 0,2; раствор микроэлементов – 1 мл; pH 7,0. Раствор микроэлементов, г/л: H ₃ BO ₃ – 2,86; MnCl ₂ ·4H ₂ O – 1,81; ZnSO ₄ ·7H ₂ O – 0,22; CuSO ₄ ·5H ₂ O – 0,08; MoO ₃ – 0,015.
ГРМ-агар	Панкреатический гидролизат рыбной муки – 24,0; NaCl – 4,0; агар-агар – 10,0±2,0; pH 7,6±0,2.
Отвар трутовика	Плодовые тела трутовика окаймлённого – 200; агар-агар – 15,0. pH 5,5.
Среда Тамия	KNO ₃ – 5; MgSO ₄ · 7H ₂ O – 2,5; KH ₂ PO ₄ – 1,25; FeSO ₄ ·7H ₂ O – 0,003 и микроэлементов, г/л: H ₃ BO ₃ – 0,114; ZnSO ₄ ·7H ₂ O – 0,088; MnCl ₂ ·7 H ₂ O – 0,014; MoO ₃ – 0,006; CuSO ₄ ·5 H ₂ O – 0,016; Co(NO ₃) ₂ ·4H ₂ O – 0,005; Ca(NO ₃) ₂ ·4H ₂ O – 0,177; pH 7,8–8,8.
Среда Гетчинсона	NaNO ₃ – 2,5; KH ₂ PO ₄ – 1; MgSO ₄ ·7H ₂ O – 0,3; CaCl ₂ – 0,1; NaCl – 0,1; FeCl ₃ – 0,01.
Среда NBRIP	Глюкоза – 10; Ca ₃ (PO ₄) ₂ – 5; MgCl ₂ ·6H ₂ O – 5; MgSO ₄ ·7H ₂ O – 0,25; KCl – 0,2; (NH ₄) ₂ SO ₄ – 0,1

г. Киров

«27» января 2025 г.

УТВЕРЖДАЮ
Врио ректора ФГБОУ ВО
«Вятский государственный
агротехнологический университет»



И. В. Шабалин

УТВЕРЖДАЮ
Директор ФГБНУ «ФАНЦ Северо-Востока имени Н. В. Рудницкого»



И. А. Устюжанин

АКТ

**испытаний полевой эффективности микробных инокулянтов
на основе *Trichoderma atroviride* К-01П и *Fischerella muscicola* штамм 300
на яровой пшенице**

Комиссия в составе: представителей Вятского государственного агротехнологического университета – к.с.-х.н., зав. кафедрой агробиотехнологии, ландшафтной архитектуры и пищевых производств (далее – АЛАиПП) доцента Черемисинова М.В., д.б.н., профессора АЛАиПП Домрачевой Л.И.; представителей Федерального аграрного научного центра Северо-Востока – д.б.н., в.н.с., зав. лабораторией иммунитета и защиты растений (далее – лаборатория ИиЗР) Шешеговой Т.К., к.с.-х.н., с.н.с. ИиЗР Щеклеиной Л.М.

Целью исследования явилось изучение агробиотехнологической применимости микробных инокулянтов на основе *Trichoderma atroviride* К-01П и *Fischerella muscicola* штамм 300 в полевом микроделяночном опыте на яровой пшенице сорта Баженка.

Полевой опыт на пшенице проводили в 9 вариантах инокуляции семян:
1 – контроль (без обработки семян), 2 – *T. atroviride*; 3 – *F. muscicola*;
4 – *F. culmorum*; 5 – *T. atroviride* + *F. muscicola*; 6 – *T. atroviride* + *F. culmorum*; 7 – *F. muscicola* + *F. culmorum*; 8 – *T. atroviride* + *F. muscicola* + *F. culmorum*; 9 – препарат сравнения (Максим, КС).

Объектами исследований служили микробные инокулянты на основе штаммов *Trichoderma atroviride* К-01П и *Fischerella muscicola* 300, выделенные из дерново-подзолистых почв Кировской области, обладающие сильными антифунгальными свойствами и характеризующиеся отсутствием фитотоксичности. Испытания проводили на опытных полях фитопитомника ФГБНУ ФАНЦ Северо-Востока, г. Киров.

В результате исследований было установлено, что в оба года испытаний (2022 и 2023 гг.) под действием инокулянтов *T. atroviride* и *F. muscicola* отмечалось значимое увеличение биологической урожайности пшеницы на 14–39 %, а также снижение поражения корневыми гнилями на 17–46 % относительно контроля (без обработки семян). По этой причине испытанные штаммы рекомендуются для разработки на их основе биопрепаратов с целью последующего применения на злаковых культурах.

Представители ФГБОУ ВО Вятский ГАТУ:

Зав. каф. АЛАиПП, к.с.-х.н., доцент  М. В. Черемисинов

Д.б.н., профессор каф. АЛАиПП  Л. И. Домрачева

Представители ФГБНУ ФАНЦ Северо-Востока:

Д.б.н., в.н.с., зав. лаб. ИиЗР  Т. К. Шешегова

К.с.-х.н., с.н.с. лаб. ИиЗР  Л. М. Щеклеина

«27» января 2025 г.

ФГБОУ ВО «Вятский
государственный
агротехнологический
университет»,
г. Киров, пр-т Октябрьский, 133,
тел. +7 (8332) 54-86-33

УТВЕРЖДАЮ
Врио проректора по учебно-
методической работе ФГБОУ ВО
«Вятский государственный
агротехнологический
университет»



М. С. Поярков

2026 г.

АКТ

**Внедрения в учебный процесс на кафедре агробиотехнологии,
ландшафтной архитектуры и пищевых производств института инженерии
и агробиотехнологии ФГБОУ ВО «Вятский ГАТУ» результатов
диссертационной работы П. А. Старикова**

Мы, нижеподписавшиеся, комиссия в составе: зав. кафедрой агробиотехнологии, ландшафтной архитектуры и пищевых производств (далее – АЛАиПП) доцент Черемисинов М. В., д.б.н., профессор Домрачева Л. И.; к.б.н., доцент Трефилова Л. В., к.б.н., доцент Ковина А. Л. удостоверяем, что результаты диссертационной работы Старикова Павла Андреевича на тему «Комплексы микромицетов рода *Trichoderma* с бактериями-дiazотрофами и их агробиотехнологический потенциал» используются в учебном процессе кафедры АЛАиПП института инженерии и агробиотехнологии ФГБОУ ВО «Вятский государственный агротехнологический университет» в рамках следующих курсов: «Микробиология», «Использование микроорганизмов в сельском хозяйстве», «Методы количественного учёта микроорганизмов», «Почвенные микроорганизмы».

и.о. зав. каф. АЛАиПП, к.с.-х.н., доцент

М. В. Черемисинов

д.б.н., профессор каф. АЛАиПП

Л. И. Домрачева

к.б.н., доцент каф. АЛАиПП

Л. В. Трефилова

к.б.н., доцент каф. АЛАиПП

А. Л. Ковина

«20» января 2026 г.

Фрагмент варибельного участка V3-V4 гена 16S рРНК

A. chroococcum ПП-22:

TTYRMWAKYYAGTCYGKMRGMKMCMYMCACATGCAAGTCGWRMC
RRAKGKARSSAGTGCTTGCATCCCGATTCAGCGGCGGACGGGTGAGTAATG
CCTAGGAATCTGCCCCGATAGTGGGGGACAACGTTTCGAAAGGAACGCTAAT
ACCGCATAACGTCCTACGGGAGAAAGTGGGGGCTCTTCGGACCTCACGCTAT
CGGATGAGCCTAGGTCGGATTAGCTAGTTGGTGGGGTAAAGGCTCACCAAG
GCGACGATCCGTAACCTGGTCTGAGAGGATGATCAGTCACACTGGAACCTGAG
ACACGGTCCAGACTCCTACGGGAGGCAGCAGTGGGGAATATTGGACAATGG
GCGAAAGCCTGATCCAGCCATGCCGCGTGTGTGAAGAAGGTCTTCGGATTG
TAAAGCACTTTAAGTTGGGAGGAAGGGCTGTAAGCGAATACCTTGCAGTTT
TGACGTTACCGACAGAATAAGCACCGGCTAACTTCGTGCCAGCAGCCGCGG
TAATACGAAGGGTGCAAGCGTTAATCGGAATTACTGGGCGTAAAGCGCGCG
TAGGTGGTTTTGGTAAGTTGGATGTGAAAGCCCCGGGCTCAACCTGGGAACT
GCATCCAAAACCTGCCTGACTAGAGTACGGTAGAGGGGTGGTGGAAATTTCCC
TGTGTAGCGGTGAAATGCGTAGATATAGGAAGGAACACCCAGTGGCGAAA
GCGACCACCTGGACTGATACTGACACTGAGGTGCGAAAGCGTGGGGGAGCA
AACAGATTAGATACCCTGGTAGTCCACGCCGTAACGATGTCGACTAGCCGT
TGGCTCCATTGAGAGCCTTAGTGGCGCAGCTAACGCATTAAGTCSGAACTGT

Фрагмент участка последовательности ITS1-генов 5.8S рРНК-ITS2

F. culmorum P/з-16:

CGGAGGGATCATTACCGAGTTTаСAACTCCCAAACCCCTGTGAACATA
CCTTATGTTGCCTCGGCGGATCAGCCCGCGCCCCGTAAAAAGGGACGGCCC
GCCGCAGGAACCCTAAACTCTGTTTTTAGTGGAACCTTCTGAGTATAAAAAAC
AAATAAATCAAAACTTTCAACAACGGATCTCTTGGTTCTGGCATCGATGAA
GAACGCAGCAAAATGCGATAAGTAATGTGAATTGCAGAATTCAGTGAATCA
TCGAATCTTTGAACGCACATTGCGCCCGCCAGTATTCTGGCGGGGCATGCCTG
TTCGAGCGTCATTTCAACCCTCAAGCCCAGCTTGGTGTTGGGAGCTGCAGTC
CTGCTGCACTCCCAAATACATTGGCGGGTCACGTCGAGCTTCCATAGCGTAG
TAATTTACATATCGTTACTGGTAATCGTCGCGGCCACGCCGTTAAACCCCAA
CTTCTGAATGTTGACCTCGGATCAGGTAGGAATACCCGCTGAACTTAAGCAT

A

Фрагмент участка последовательности ITS1-генов 5.8S рРНК-ITS2

T. atroviride К-01П:

GRGGATCATACCGAGTTTACAACCTCCCAAACCCAATGTGAACCATAACC
AAACTGTTGCCTCGGCGGGGTACGCCCCGGGTGCGTCGCAGCCCCGGAAC
CAGGCGCCCCGCCGGAGGGACCAACCAAACCTCTTTTCTGTAGTCCCCTCGCG
GACGTTATTTCTTACAGCTCTGAGCAAAAATTCAAAATGAATCAAAACTTTC
AACAAACGGATCTCTTGGTTCTGGCATCGATGAAGAACGCAGCGAAATGCGA
TAAGTAATGTGAATTGCAGAATTCAGTGAATCATCGAATCTTTGAACGCAC
ATTGCGCCCGCCAGTATTCTGGCGGGCATGCCTGTCCGAGCGTCATTTCAAC
CCTCGAACCCCTCCGGGGGGTCTGGCGTTGGGGACCTCGGGAGCCCCTAAGA
CGGGATCCCGGCCCCGAAATACAGTGGCGGTCTCGCCGCAGCCTCTCCTGC
GCAGTAGTTTGCACAACCTCGCACCGGGAGCGCGGCGCGTCCACGTCCGTAA
AACACCCAACCTTCTGAAATGTTGACCTCGGATCAGGTAGGAATACCCGCTG
AACTTAAGC

Фрагмент участка последовательности ITS1-генов 5.8S рРНК-ITS2

T. koningii K-02T

TAWWWWGKKKGGCGGGKRCATTCGAGTTTCAACTCCCAAACCCAA
TGTGAACCMTACCAAACCTGTTGCCTCGGCGGGGTACGCCCCGGGTGCGTC
GCAGCCCCGGAACCAGGCGCCCGCCGGAGGGACCAACCAAACCTCTTTCTGT
AGTCCCCTCGCGGACGTTATTTCTCACAGCTCTGAGCAAAAATTCAAAATGA
ATCAAAACTTTCAACAACGGATCTCTTGGTTCTGGCATCGATGAAGAACGC
AGCGAAATGCGATAAGTAATGTGAATTGCAGAATTCAGTGAATCATCGAAT
CTTTGAACGCACATTGCGCCCGCCAGTATTCTGGCGGGGCATGCCTGTCCGAG
CGTCATTTCAACCCTCGAACCCCTCCGGGGGGTTCGGCGTTGGGGATCGGGA
ACCCCTAAGACGGGATCCCGGCCCCGAAATACAGTGGCGGTCTCGCCGCAG
CCTCTCATGCGCAGTAGTTTGCACAACCTCGCACCGGGAGCGCGGGCGCGTMM
ACGTCCGTAAAACACCCAACCTTCTGAAATGTTGACCTCGGATCAGGTAGGA
ATACCCGCTGAACTTAAGCATATA