

Возможные пути применения консортивных связей нового штамма *Trichoderma atroviride* с азотфиксаторами в агrobiотехнологии

© 2025. П. А. Стариков¹, аспирант, Л. И. Домрачева^{1,2}, д. б. н., профессор, А. И. Фокина³, к. б. н., доцент, А. С. Олькова³, д. б. н., доцент, Г. Р. Ахмедов¹, магистрант, П. Д. Степанов¹, магистрант, А. Р. Киреева³, магистрант,

¹Вятский государственный агротехнологический университет, 610017, Россия, г. Киров, Октябрьский проспект, д. 133,

²Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук, 167982, Россия, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28,

³Вятский государственный университет, 610000, Россия, г. Киров, ул. Московская, д. 36,

e-mail: ya.starikov-pavel@yandex.ru, annushka-fokina@mail.ru, dli-alga@mail.ru

Выделено 26 штаммов грибов рода *Trichoderma* из образцов дерново-подзолистой почвы, коры хвойных и лиственных деревьев, разлагающейся древесины, плодовых тел базидиомицетов. Антагонистическую активность этих штаммов изучали, используя образцы фитопатогенных грибов *Alternaria alternata*, *Aureobasidium pullulans*, *Sclerotinia sclerotiorum*, а также 8 штаммов р. *Fusarium*. Наибольшую антифунгальную активность из исследованных штаммов р. *Trichoderma* проявили 2 изолята (К-01П и К-02Т). Секвенированием участка генома ITS1-5.8S-ITS2 установили принадлежность этих штаммов к видам *T. atroviride* и *T. koningii*. Для дальнейших исследований отобрали штамм *T. atroviride* К-01П на основании его более высокой степени конидиогенеза, целлюлазной активности и широкого спектра антифунгального действия в сравнении с *T. koningii* К-02Т. Отобранный изолят К-01П проявил антагонистическую активность в отношении микромицетов рр. *Fusarium*, *Aureobasidium*, *Alternaria*. Дополнительные лабораторные исследования показали, что штамм *Trichoderma atroviride* оказался совместимым с бактериями-азотфиксаторами *Azotobacter chroococcum*, *Rhizobium trifolii* и *Fischerella muscicola*. Доказан синергизм их действия и фитостимулирующие свойства при инокуляции семян высших растений данными микробными ассоциациями. Выявлен консорциум штаммов *T. atroviride* + *A. chroococcum*, обладающий не только ростстимулирующими свойствами, но и способностью к разложению целлюлозы и растворению фосфатов на более высоком уровне, чем монокультура триходермы. У суспензии штамма К-01П с рекомендованным титром внесения $2 \cdot 10^5$ КОЕ/г показано отсутствие острой токсичности в биотестах на препарате «Эколюм» на основе *Escherichia coli* и ракообразных *Daphnia magna*.

Ключевые слова: *Trichoderma*, антагонизм, фитостимуляция, *Rhizobium*, *Azotobacter*, *Fischerella*, целлюлазная активность, фосфатмобилизация, биотестирование.

Possible ways of using consortium relations of *Trichoderma atroviride* new strain with nitrogen fixers in agrobiotechnology

© 2025. P. A. Starikov¹ ORCID: 0000-0002-3205-6696*

L. I. Domracheva^{1,2} ORCID: 0000-0002-7104-3337*, A. I. Fokina³ ORCID: 0000-0001-8265-8882*

A. S. Olkova³ ORCID: 0000-0002-5798-8211*, G. R. Akhmedov¹ ORCID: 0009-0006-1418-3014*

P. D. Stepanov¹ ORCID: 0009-0003-4768-3777*, A. R. Kireeva³ ORCID: 0000-0004-5371-3933*

¹Vyatka State Agrotechnological University, 133, Oktyabrskiy Prospekt, Kirov, Russia, 610017,

²Institute of Biology of the Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 28, Kommunisticheskaya St., Syktyvkar, Russia, 167982,

³Vyatka State University, 36, Moskovskaya St., Kirov, Russia, 610000,

e-mail: ya.starikov-pavel@yandex.ru, annushka-fokina@mail.ru, dli-alga@mail.ru

Twenty-six strains of *Trichoderma* fungi were isolated from samples of sod-podzolic soil, bark of coniferous and deciduous trees, decaying wood, and sporocarps of basidiomycetes. The antagonistic activity of these strains was studied using samples of phytopathogenic fungi *Alternaria alternata*, *Aureobasidium pullulans*, *Sclerotinia sclerotiorum*, as well as 8 strains of *Fusarium*. Two isolates (K-01P and K-02T) of the studied *Trichoderma* strains showed the highest antifungal activity. Sequencing of the ITS1-5.8S-ITS2 genome region determined that these strains belong to *T. atroviride* and *T. koningii*. *T. atroviride* strain K-01P was selected for further studies. It showed higher degree of conidiogenesis, cellulase activity, and broad spectrum of antifungal action compared to *T. koningii* K-02T. The selected isolate K-01P showed a broad spectrum of antagonistic activity against micromycetes of *Fusarium*, *Aureobasidium*, *Alternaria* genera. Additional laboratory studies showed that the *T. atroviride* strain was compatible with nitrogen-fixing bacteria *Azotobacter chroococcum*, *Rhizobium trifolii*, and *Fischerella muscicola*. Synergism of their action and phytostimulating properties during inoculation of higher plant seeds with these associations were proved. A consortium of *T. atroviride* + *Azotobacter chroococcum*, strains was identified to have not only has growth-stimulating properties, but also the ability to degrade cellulose and dissolve phosphates at a higher level than the *Trichoderma* monoculture. The suspension of strain K-01P with the recommended titer of $2 \cdot 10^5$ conidia/g showed no acute toxicity in biotests using the "Ecolum" preparation based on *Escherichia coli* and crustaceans *Daphnia magna*.

Keywords: *Trichoderma*, antagonism, phytostimulation, *Rhizobium*, *Azotobacter*, *Fischerella*, cellulase activity, phosphate mobilization, bioassay.

Среди агентов для создания биологических препаратов можно выделить грибы рода *Trichoderma*. Эти микромицеты обладают ярко выраженной способностью конкурировать с другими микроорганизмами за субстрат, продуцировать метаболиты широкого спектра активности, в том числе, фитостимулирующего и антимикробного действия [1–3].

В последние годы всё большее значение приобретает использование в земледелии микробных консорциумов, в том числе, на основе триходермы. Грамотно подобранные ассоциации микроорганизмов, помимо мощных биоконтрольных свойств, стимулируют рост сельскохозяйственных культур, увеличивают их урожайность, повышают супрессивность почвы, демонстрируя комплексное воздействие на агробиоценозы [4].

В частности, в качестве потенциальных партнёров триходермы рассматриваются многочисленные группы бактерий, способные к азотфиксации. Так, положительный эффект в виде стимуляции роста и иммунитета растений наблюдался при изучении ассоциаций *Trichoderma* spp. с *Azotobacter chroococcum*, *Anabaena* sp., *Bradyrhizobium* sp., *Rhizobium leguminosarum* и др. [5–8]. Однако в настоящее время на рынке представлен довольно скромный ассортимент биопрепаратов на основе триходермы и ассоциированных азотфиксаторов.

подавляющее большинство сообщений об использовании триходермы в сочетании с различными азотфиксаторами приводится авторами, проводившими полевые опыты в тропической и субтропической зонах [3, 6, 7]. В то же время, в ряде отечественных публикаций приводятся сведения о положительном влиянии ассоциативного биопрепарата Геостим на растения нута, озимой пшеницы и подсолнечника, а также при обработке

пожнивных остатков злаков [9, 10]. В исследованиях на территории Республики Беларусь показан положительный эффект микробной композиции на основе *Azospirillum brasilense* и *Trichoderma longibrachiatum* при возделывании злаковых культур [11, 12].

Использование биоудобрений на основе консорциумов триходермы и диязотрофов (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 биодеградации соломы [13].

Следовательно, целесообразным является дальнейший поиск эффективных ассоциаций грибов рода *Trichoderma* и азотфиксаторов с целью последующего их использования в системе земледелия умеренной климатической зоны.

Цель исследования: изучение потенциала агробиотехнологического применения монокультур *Trichoderma* spp. и бактерий-азотфиксаторов, а также их ассоциаций.

Объекты и методы исследования

Объектами исследования являлись 26 природных изолятов микромицетов рода *Trichoderma*, выделенных из образцов дерново-подзолистой почвы, древесины и с поверхности плодовых тел базидиальных грибов. В качестве тест-объектов для оценки антагонистической активности триходермы использовали чистые культуры грибных фитопатогенов, часть из которых получена из лаборатории иммунитета и защиты растений (*Fusarium culmorum* P-3/16, *F. oxysporum*),

а также из лаборатории биотехнологии растений и микроорганизмов (*Fusarium moniliforme*, *F. proliferatum*, *Alternaria alternata*, *Aureobasidium pullulans*) Федерального аграрного научного центра Северо-Востока им. Н. В. Рудницкого. Штамм *Fusarium equiseti* получен от миколога-любителя С. А. Солодовника. Остальные культуры фитопатогенов, а именно *Sclerotinia sclerotiorum* (с луковицы лука репчатого), *Fusarium* sp. К-1 (с клубня картофеля), *Fusarium* sp. Ч-23 (с луковицы чеснока озимого) и *Fusarium* sp. Т-21 (с листа туи западной) выделены в рамках исследования. Идентификацию микромицетов до рода провели на основании микроскопии [14]. Генетическую идентификацию наиболее перспективных штаммов рода *Trichoderma* провели с помощью секвенирования участка генома ITS1-5.8S-ITS2 рРНК в компании ООО «Синтол» (Россия, г. Москва).

Антифунгальные свойства изолятов триходермы исследовали методом встречных культур на стандартной среде Чапека, оценивая наличие гиперпаразитических свойств у исследуемых штаммов [15]. Степень подавления мицелиального роста колоний фитопатогенов в присутствии *Trichoderma* spp. определяли на 14 сутки роста по формуле:

$$I = \frac{X - Y}{X} \cdot 100, \quad (1)$$

где I – показатель ингибирования, %; X – радиус колонии тест-культуры в контроле, мм; Y – радиус колонии фитопатогена в присутствии антагониста, мм.

Для конструирования микробных ассоциаций использовали цианобактерию *Fischerella muscicola*, а также гетеротрофные виды *Rhizobium trifolii*, *Azotobacter chroococcum*. Штаммы фишереллы и ризобиума взяты из коллекции микроорганизмов кафедры агробиотехнологии, ландшафтной архитектуры и пищевых производств Вятского ГАТУ. Изолят *Azotobacter chroococcum* выделен из ризосферы яровой пшеницы.

Установление типа взаимоотношений грибов рода *Trichoderma* с потенциальными бактериями-партнёрами осуществили на картофельно-глюкозном агаре с использованием методов штрихов, диффузии в агар [19].

Фитостимулирующие свойства исследуемых штаммов и их консорциумов при выращивании растений оценивали на культурах горчицы белой (*Sinapis alba* L.), пшеницы яровой (*Triticum aestivum* L.) сорта Баженка (авторы: Ведерников Ю.Е., Коряковцева Л.А.,

Волкова Л.В., Харина А.В.) и клевера паннонского (*Trifolium pannonicum* L.) сорта Снежок (авторы: Грипась М.Н., Арзамасова Е.Г., Попова Е.В.) селекции ФАНЦ Северо-Востока.

Для получения микробных инокулянтов проводили культивирование триходермы на плотной среде Чапека, ризобий – на бобовом агаре, азотобактера – на среде Эшби, фишереллы – на жидкой среде Громова №6 без азота. Суспензии *Trichoderma atroviride* ($1,5 \cdot 10^7$ конидий/мл), *Rh. trifolii* ($5 \cdot 10^8$ КОЕ/мл), *A. chroococcum* ($5 \cdot 10^8$ КОЕ/мл) готовили путём смыва клеток стерильной дистиллированной водой с поверхности плотной среды. Перед микробной обработкой семян культуру *F. muscicola* (титр $1 \cdot 10^7$ клеток/мл) гомогенизировали на малом гомогенизаторе MPW-302 (Польша) в течение 3 мин, режим скорости – 9000 об./мин.

Титры суспензий триходермы и фишереллы определяли с помощью камеры Горяева, суспензии *A. chroococcum* и *Rh. trifolii* готовили в соответствии с отраслевым стандартным образцом мутности бактериальных взвесей серии S-2/5-010719. Рабочую суспензию эталонного биопрепарата Трихоцин СП готовили в соответствии с инструкцией производителя (расход рабочей суспензии – 10 л/т семян). В вариантах с комбинированными инокулянтами смешивали суспензии в равных объёмных соотношениях. Свежеприготовленными суспензиями инокулировали семена. В каждой повторности высевали по 20 семян. Контролем служила дистиллированная вода. Проращивали семена в темноте при температуре 22 ± 1 °С в течение 6 суток, имитируя условия прорастания семян до появления всходов.

При снятии опыта определяли всхожесть, длину корней и высоту стебля, соотношение длин корня и побега и вычисляли индекс роста по формуле:

$$I = (R + P) \cdot D, \quad (2)$$

где I – индекс роста, R – среднее значение длины корней, мм, P – среднее значение высоты проростков, мм, D – доля проросших семян, %.

Сравнивали целлюлазную активность штамма-антагониста К-01П и других штаммов триходермы из коллекции. Использовали два метода определения целлюлозолитической активности культур: качественный метод визуального определения роста грибов на фильтровальной бумаге по Билай и тестирование с Конго красным на среде Гетчинсона с 1%

карбоксиметилцеллюлозы (КМЦ) ($t=22\pm 1^\circ\text{C}$). Для исследования целлюлазной активности по методу Билай посев грибов проводили по 10^7 конидий на пробирку на полоски фильтровальной бумаги, погружённые одним концом в жидкую минеральную среду Чапека. По истечении 10 сут визуально отмечали деградацию субстрата по шкале [17]. При культивировании на среде с КМЦ опыт снимали спустя 4 сут с момента посева согласно методике [18]. Сравнительную оценку целлюлазной активности изучаемых изолятов проводили на основе сравнения индекса разложения КМЦ, который вычисляли по формуле:

$$I_p = \frac{D_{св}}{D_{кол}}, \quad (3)$$

где I_p – индекс разложения КМЦ; $D_{св}$ – диаметр обесцвеченной зоны, мм; $D_{кол}$ – диаметр колонии исследуемого штамма, мм.

Для количественной оценки целлюлазной активности *T. atroviride* и его консорциума с азотобактером в колбы разлили по 100 мл среды Гетчинсона (с азотом и без азота), pH $5,0\pm 0,1$. В качестве энергетического материала вносили в колбы складчатые бумажные фильтры конусом кверху, высота фильтра 2/3 от высоты колбы. Культивировали в течение 21 сут при температуре $22\pm 1^\circ\text{C}$, после чего определяли убыль массы бумажного фильтра в процентах.

Для оценки фосфатмобилизующей активности *T. atroviride* и его консорциума с *A. chroococcum* в колбы разлили по 100 мл среды NBRIP (с азотом и без азота), pH $7,6\pm 0,1$ [19]. Культивировали в течение 11 сут при температуре $22\pm 1^\circ\text{C}$, после чего измеряли pH, определяли концентрацию белка по методу Лоури. Концентрацию подвижного фосфора в культуральной жидкости оценивали по РД 52.24.382-2006.

При исследовании целлюлазной и фосфатсольюбилизирующей активности вносили суспензии микроорганизмов следующего титра: *Trichoderma* sp. К-01П – $4 \cdot 10^7$ конидий, азотобактер – $5 \cdot 10^9$ клеток на 100 мл среды.

Экотоксикологическую оценку инокулянта *Trichoderma* sp. К-01П с титром 10^7 (рабочая концентрация препарата для инокуляции семян) и $2 \cdot 10^5$ (титр внесения в почву) конидий/мл проводили, оценивая биолюминесценцию бактериального препарата «Эколюм» на основе *Escherichia coli* за 30 мин экспозиции согласно ПНД ФТ 14.1:2:3:4.11-04 и смертность *Daphnia magna* за 96 ч по ФР 1.39.2007.03222.

Все опыты проводили как минимум в трёх повторностях. Математическую обработку полученных данных произвели в программах Microsoft Excel и AGROS207. В таблицах и диаграммах указывали средние значения показателей с их стандартными отклонениями.

Результаты и обсуждение

Скрининг антифунгальной активности микромицетов р. *Trichoderma*. Из 26 природных изолятов рода *Trichoderma*, выделенных из различных источников, отобрали 2 штамма на основе их высокой антифунгальной активности в отношении *Fusarium culmorum* р/з-16. Секвенированием участка генома ITS1-5.8S-ITS2 установили принадлежность этих изолятов к видам *T. atroviride* и *T. koningii* (рис. 1, см. цв. вкладку II). При исследовании методом диффузии в агар антифузариозное действие показал лишь 1 штамм – *T. koningii* К-02Т, выделенный с плодового тела трутовика [20]. Этот изолят образовывал зоны лизиса диаметром 13 ± 1 мм на газоне фузариума (рис. 2, см. цв. вкладку II). Предположительно, такой эффект связан с продукцией литических ферментов данным штаммом. В литературе приводятся сведения о высокой продукции активных хитиназ представителями вида *T. koningii* [21].

По результатам скрининга методом встречных культур у почвенного изолята *T. atroviride* К-01П выявили сильные гиперпаразитические свойства в отношении *F. culmorum* Р/з-16: спороношение антагониста занимало более 75% площади колонии фитопатогена на 14 сут. Изолят К-02Т также продемонстрировал способность тормозить рост *F. culmorum*, но в гораздо меньшей степени проявил гиперпаразитические свойства (рис. 3, см. цв. вкладку II).

Для двух штаммов, отобранных по результатам скрининга, методом встречных культур определили способность к антагонизму в отношении различных видов фитопатогенных микромицетов. Так, штамм К-02Т показал гиперпаразитическую активность к *Aureobasidium pullulans* (патоген льна), полностью нарастая на его колонию, и к *Alternaria alternata* (патоген злаковых), на 14 сут покрывая спороношением 70% площади, занятой фитопатогеном (рис. 4, см. цв. вкладку III). Изолят К-01П оказался паразитически активен по отношению к *A. alternata*, *A. pullulans*, к патогенам картофеля *Fusarium* sp. К-1 и *F. equiseti*, а также к *Fusarium* sp. Т-21. Широкий спектр действия

П. А. Стариков, Л. И. Домрачева, А. И. Фокина, А. С. Олькова, Г. Р. Ахмедов, П. Д. Степанов, А. Р. Киреева «Возможные пути применения консортивных связей нового штамма *Trichoderma atroviride* с азотфиксаторами в агробiotехнологии». С. 140.

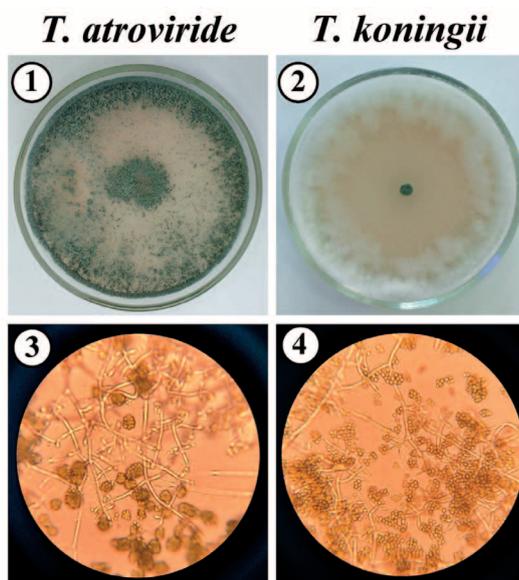


Рис. 1. Колонии на картофельно-глюкозном агаре *Trichoderma* spp. (1, 2) и микроскопия ($\times 1000$) (3, 4): *T. atroviride* К-01П (1, 3); *T. koningii* К-02Т (2, 4) / Fig. 1. Colonies on potato-glucose agar (1, 2) and *Trichoderma* spp. microscopy ($\times 1000$) (3, 4): *T. atroviride* K-01P (1, 3); *T. koningii* K-02T (2, 4)

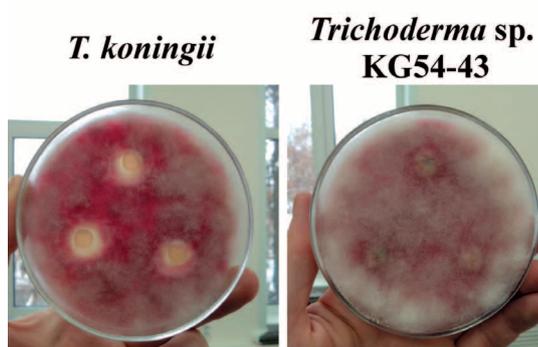


Рис. 2. Результаты скрининга антифузариозной активности *Trichoderma* spp. в отношении *F. culmorum* методом диффузии в агар. Примечание: справа – штамм, не показавший антагонистических свойств / Fig. 2. Results of a study of the antifusarium activity of *Trichoderma* spp. against *F. culmorum* by diffusion into agar. Note: on the right is a strain that did not show antagonistic properties

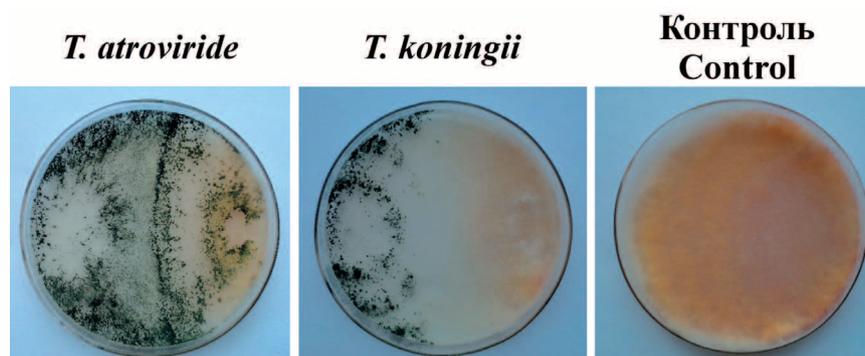


Рис. 3. Результаты скрининга антифузариозной активности методом встречных культур в отношении *F. culmorum* / Fig. 3. Results of screening of antifusarium activity by counter-culture method against *F. culmorum*

П. А. Стариков, Л. И. Домрачева, А. И. Фокина, А. С. Олькова, Г. Р. Ахмедов, П. Д. Степанов, А. Р. Киреева «Возможные пути применения консортивных связей нового штамма *Trichoderma atroviride* с азотфиксаторами в агробiotехнологии». С. 140.

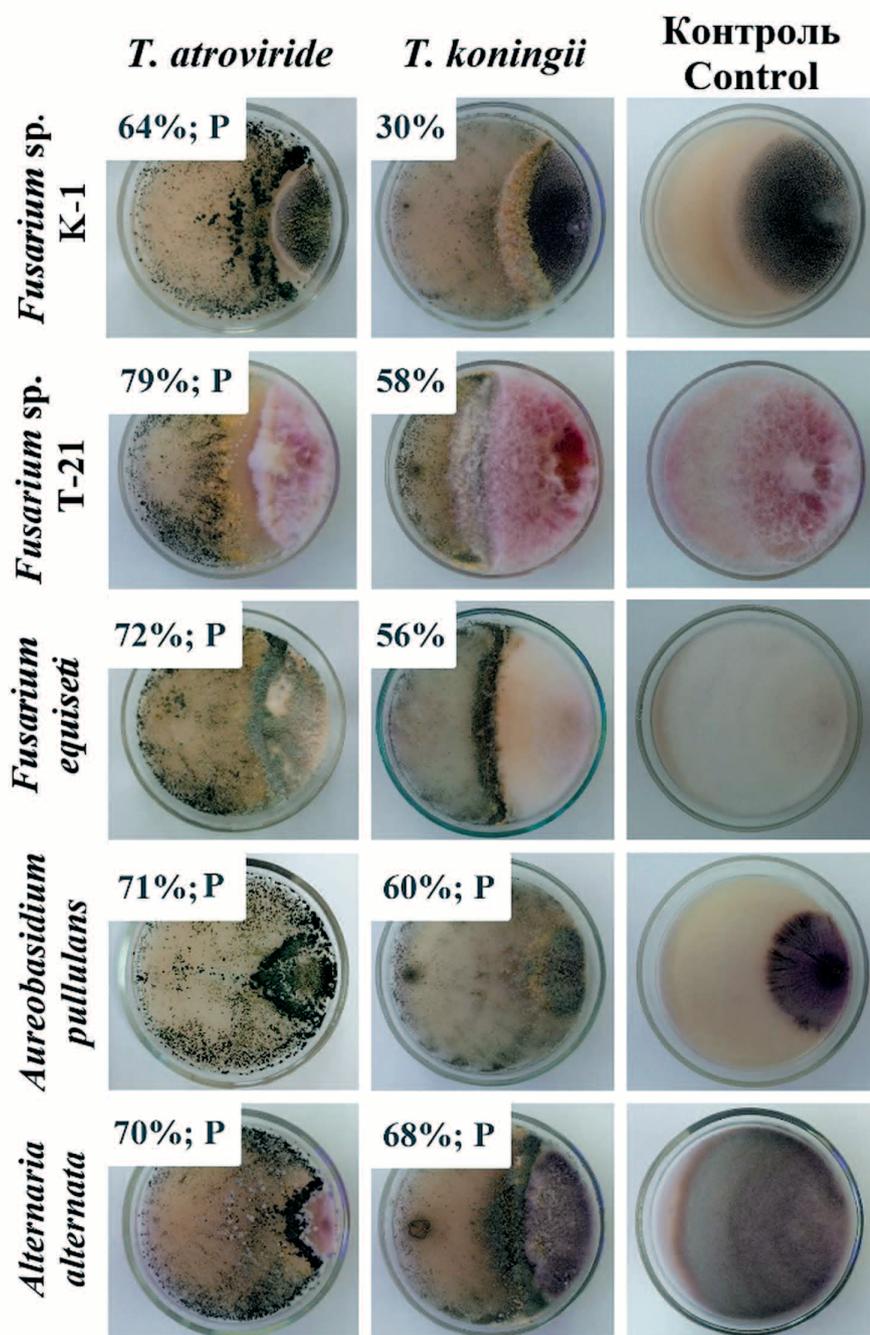


Рис. 4. Антагонистическая активность *T. atroviride* К-01П и *T. koningii* К-02Т в отношении фитопатогенных микромицетов после 14 суток совместного культивирования. В процентах указана степень ингибирования роста тест-культур, P – наличие гиперпаразитизма / Fig. 4. Antagonistic activity of *T. atroviride* K-01P and *T. koningii* K-02T against phytopathogenic micromycetes after 14 days of co-cultivation. Percentages indicate the degree of growth inhibition of the test cultures, P – presence of hyperparasitism

П. А. Стариков, Л. И. Домрачева, А. И. Фокина, А. С. Олькова,
Г. Р. Ахмедов, П. Д. Степанов, А. Р. Киреева «Возможные пути
применения консортивных связей нового штамма *Trichoderma
atroviride* с азотфиксаторами в агробиотехнологии». С. 140.

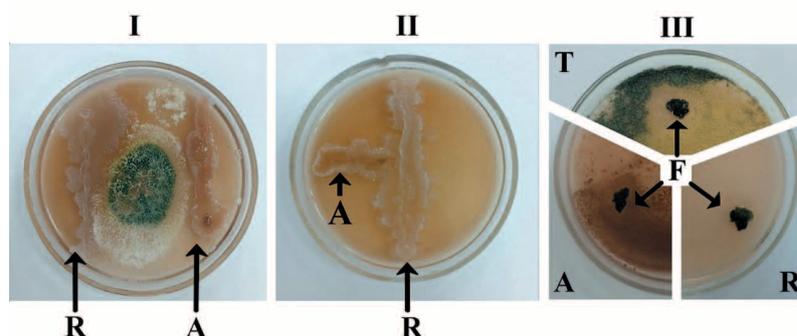


Рис. 5. I – Рост *T. atroviride* в присутствии *Rh. trifolii* и *A. chroococcum*, посеянных методом штрихов, 7 суток. II – Совместный рост *Rh. trifolii* и *A. chroococcum*, 7 суток. III – Рост газонов *T. atroviride*, *Rh. trifolii* и *A. chroococcum* в присутствии биоплёнок *F. muscicola*, 7 суток. T – *T. atroviride*, R – *Rh. trifolii*, A – *A. chroococcum*, F – *F. muscicola* / **Fig. 5.** I – Growth of *T. atroviride* in the presence of *Rh. trifolii* and *A. chroococcum*, seeded by the streak method, 7 days. II – Co-growth of *Rh. trifolii* and *A. chroococcum*, 7 days. III – Growth of lawns of *T. atroviride*, *Rh. trifolii* and *A. chroococcum* in the presence of *F. muscicola* biofilms, 7 days. T – *T. atroviride*, R – *Rh. trifolii*, A – *A. chroococcum*, F – *F. muscicola*

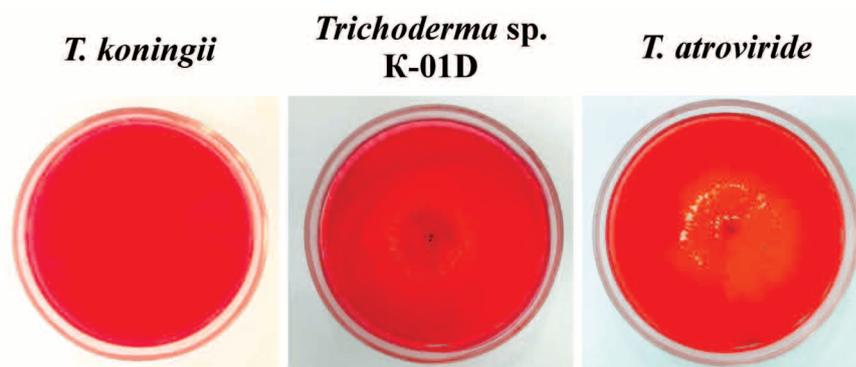


Рис. 7. Карбоксиметилцеллюлазная активность *Trichoderma* spp. на 4 сут культивирования
Fig. 7. Carboxymethyl cellulase activity of *Trichoderma* spp. on the 4th day of cultivation

и высокая гиперпаразитическая активность говорят о перспективности использования штамма *T. atroviride* К-01П в дальнейших исследованиях.

In vitro совместимость *T. atroviride* и азотфиксаторов. При совместном культивировании методом штрихов и методом диффузии в агар обнаружили, что *Trichoderma atroviride* не угнетается штаммами бактерий-азотфиксаторов (рис. 5, см. цв. вкладку IV). Об отсутствии антифунгального действия бактерий на триходерму 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.

Фитостимулирующие свойства триходермы и диазотрофов. В следующей серии опытов изучали влияние монокультур *T. atroviride* и азотфиксаторов, а также их консорциумов на растения разных семейств – злаковых (Gramineae), бобовых (Fabaceae) и капустных (Brassicaceae) культур. В опыте отмечены следующие показатели лабораторной всхожести: у горчицы – от 83,3 до 93,3%, пшеницы – от 91,7 до 98,3%, клевера – от 85,0 до 96,7%. До-

стоверных различий по показателю всхожести в вариантах опыта не выявлено. В то же время морфометрические показатели и индекс роста в вариантах опыта различаются. Так, у горчицы стимуляция роста выявлена при инокуляции во всех вариантах опыта (включая обработку ассоциацией *Trichoderma* + *Azotobacter*), за исключением вариантов с консорциумами триходермы и цианобактериального штамма (табл. 1, рис. 6). Максимальное увеличение длины корня (+27,6%) и индекса роста (+33,2%) наблюдалось при инокуляции семян горчицы монокультурой *F. muscicola*. Инокуляция семян пшеницы азотобактером привела к максимальной достоверной прибавке длины корня относительно эталонного биопрепарата (+13,9%) и контроля (+15,5 %).

По результатам лабораторного опыта клевер паннонский оказался более отзывчивым на инокуляцию семян по сравнению с растениями яровой пшеницы и горчицы белой. Достоверное возрастание индекса роста наблюдалось в 10 вариантах опыта, но наибольшая прибавка показателя на уровне 40,5–43,0% была в случае инокуляции монокультурой азотобактера, смесью *Rhizobium* +

Таблица 1 / Table 1

Влияние микроорганизмов и их консорциумов на индекс роста и соотношение морфометрических показателей проростков горчицы белой и яровой пшеницы
The microorganisms and their consortia effect on the growth index and the ratio of morphometric parameters of *Sinapis alba* and *Triticum aestivum* seedlings

№	Вариант Variant	Индекс роста, усл. ед. Growth index, с. у.	Отношение корень / стебель Root / stem ratio	Индекс роста, усл. ед. Growth index, с. у.	Отношение корень / стебель Root / stem ratio
		Горчица (<i>Sinapis alba</i> L.)		Пшеница (<i>Triticum aestivum</i> L.)	
1	Контроль / Control	9565±684	3,36±0,20	16725±195	1,65±0,07
2	<i>T. atroviride</i>	11533*±473	4,0±0,5	15250±2662	1,61±0,10
3	<i>F. muscicola</i>	12737* ±787	4,26*±0,13	16103±900	1,68±0,02
4	<i>A. chroococcum</i>	12211*±554	3,68±0,37	17892±321	1,81±0,09
5	<i>T.</i> + <i>Az.</i>	11307*±1115	4,30* ±0,16	17642±1146	1,87±0,09
6	<i>Az.</i> + <i>Fis.</i>	11475*±537	3,4±0,5	18164±321	1,83±0,18
7	<i>T.</i> + <i>Fis.</i>	10306±1295	3,99±0,38	12824*±1644	1,72±0,38
8	<i>T.</i> + <i>Az.</i> + <i>Fis.</i>	10758±1035	4,23*±0,37	16958±485	1,75±0,05
9	Эталон / Reference	11466*±275	3,61±0,09	15693±892	1,72±0,01
НСР _{0,95} / LSD _{0,95}		1395,305	0,728	2201,570	нет данных no data

Примечание к таблицам 1 и 2: * – различия с контролем достоверны при $p \leq 0,05$; наибольшие значения показателей обозначены жирным шрифтом. *T.* – *T. atroviride*, *Fis.* – *F. muscicola*, *Az.* – *A. chroococcum*, *Rh.* – *Rh. trifolii*. В качестве эталонного препарата (вариант № 9) выступал трихоцин. НСР_{0,95} – наименьшая существенная разница при 95%-ном уровне вероятности.

Note to Table 1 and 2: * – differences with the control are significant at $p \leq 0.05$; the highest values of the indicators are shown in bold. *T.* – *T. atroviride*, *Fis.* – *F. muscicola*, *Az.* – *A. chroococcum*, *Rh.* – *Rh. Trifolii*. “Trichocin” (variant No. 9) served as a reference biopreparation. LSD_{0,95} – the least significant difference at the 95% probability level.

Таблица 2 / Table 2

Влияние микроорганизмов и их консорциумов на индекс роста и соотношение морфометрических показателей проростков клевера пannonского / The microorganisms and their consortia effect on the growth index and the ratio of morphometric parameters of *Trifolium pannonicum* seedlings

№	Вариант Variant	Индекс роста, усл. ед. Growth index, conventional units	Отношение корень / стебель Root / stem ratio
1	Контроль / Control	3203±729	3,23±0,23
2	<i>T. atroviride</i>	2872±148	3,06±0,02
3	<i>F. muscicola</i>	3776±378	2,70*±0,11
4	<i>A. chroococcum</i>	4579*±609	2,07*±0,33
5	<i>Rh. trifolii</i>	3875*±371	2,13*±0,12
6	<i>T. + Az.</i>	4313*±593	3,09±0,16
7	<i>Az. + Fis.</i>	4398*±205	2,73*±0,19
8	<i>T. + Fis.</i>	3560±662	3,0±0,5
9	<i>T. + Rh.</i>	3700±282	3,05±0,13
10	<i>Rh. + Az.</i>	4571*±295	2,77±0,33
11	<i>Rh. + Fis.</i>	4030*±351	2,72*±0,27
12	<i>T. + Az. + Fis.</i>	4035*±483	2,97±0,38
13	<i>T. + Az. + Rh.</i>	3983*±32	3,77*±0,32
14	<i>Rh. + Az. + Fis.</i>	3932*±539	2,9±0,5
15	<i>T. + Rh. + Fis.</i>	3818±188	3,35±0,30
16	<i>T. + Az. + Fis. + Rh.</i>	4500*±58	3,0±0,4
17	Эталон / Reference	2977±136	2,52*±0,30
НСР _{0,95} / LSD _{0,95}		667,306	0,473

Azotobacter, а также комбинацией *Trichoderma + Azotobacter + Fischerella + Rhizobium*. В случае большинства ассоциативных инокулянтов, содержащих азотобактер, наблюдается усиление ризогенного эффекта, в сравнении с использованием его монокультуры. Максимальная стимуляция роста главного корня клевера зафиксирована в вариантах *Trichoderma + Azotobacter* (+33,7%) и *Trichoderma + Azotobacter + Fischerella + Rhizobium* (+31,1%) (рис. 6).

Наиболее ярко активация роста стебля в длину происходила при обработке клевера монокультурами азотобактера (+86,7%) и ризобиума (+62,7%). В отличие от пшеницы и горчицы, в случае проростков клевера микробная инокуляция вызывала колебания соотношения корень/стебель как в большую, так и в меньшую сторону. Так, в вариантах с инокуляцией *A. chroococcum* и *Rh. trifolii* наблюдалось снижение соотношения корень/стебель более чем в 1,5 раза, что в полевых условиях может приводить к нарушению баланса транспирации и всасывания влаги. Добавление *T. atroviride* sp. K-01П к ризобиуму и азотобактеру приводило к выравниванию соотношения корень/стебель до значений, близких к контролю.

Ферментативная активность монокультуры *T. atroviride* и его консорциума с азотобактером. Штамм-антагонист *T. atroviride* показал достаточно высокую целлюлазную активность при качественном анализе по Билай и культивировании на среде с КМЦ. Его способность разлагать КМЦ сопоставима с активностью штаммов K-01D и K-05D, выделенных с поверхности разлагающейся древесины. При этом штаммы, выделенные со спорокарпов базидиомицетов, включая антагониста *T. koningii*, не обладали выраженными деструкционными свойствами (табл. 3, рис. 7, см. цв. вкладку IV).

При исследовании способности *T. atroviride* разлагать целлюлозу на примере фильтровальной бумаги отмечалось усиление деструкционной активности триходермы в присутствии азотобактера. Наиболее сильное влияние азотобактер 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 консорциума на среде, содержащей нитратный азот (+17,8% в сравнении с монокультурой *Trichoderma* sp.).

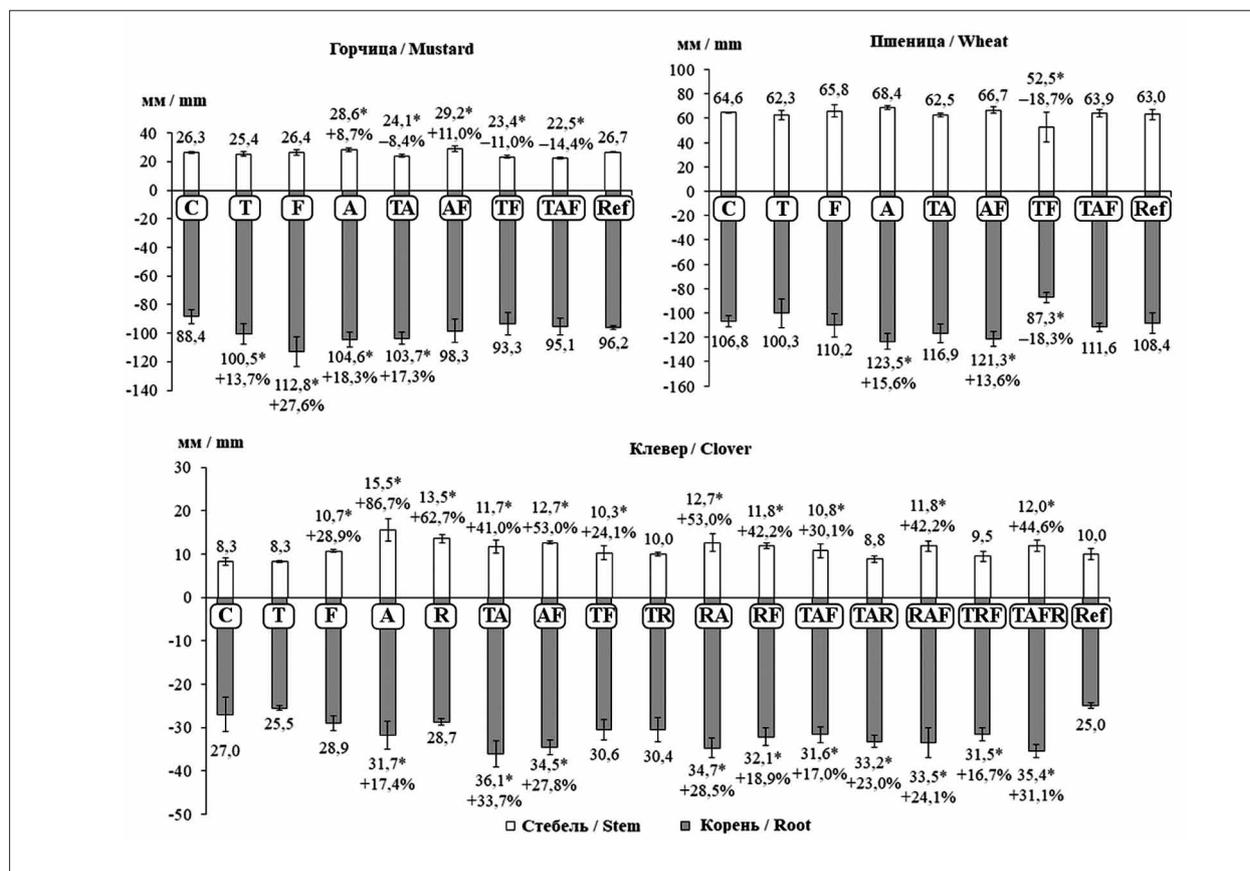


Рис. 6. Линейный рост проростков горчицы белой, пшеницы яровой и клевера паннонского в зависимости от микробной инокуляции: С – контроль, Т – *T. atroviride*, F – *F. muscicola*, А – *A. chroococcum*, R – *Rh. trifolii*, Ref – Трихоцин СП (эталонный биопрепарат).

Примечание: * – различия с контролем достоверны при $p \leq 0,05$. В процентах указана прибавка показателя относительно контрольного значения

Fig. 6. Linear growth of *Sinapis alba*, *Triticum aestivum* and *Trifolium pannonicum* seedlings depending on microbial inoculation: C – control, T – *T. atroviride*, F – *F. muscicola*, A – *A. chroococcum*, R – *Rh. trifolii*, Ref – Trichocin SP (reference biopreparation).

Note: * – differences with the control are significant at $p \leq 0.05$. Percentage indicates the increase of the indicator relative to the control value

Таблица 3 / Table 3

Целлюлазная активность штаммов *Trichoderma* spp.
Cellulase activity of *Trichoderma* spp. strains

Штамм Strain	Источник Source	Диаметр, мм Diameter, mm		Индекс разложения КМЦ СМС decomposition index	Балл спороношения по Билай / Spore formation score according to Bilay
		Колония Colony	Светлая зона Light zone		
		4 сут / 4 day			
<i>T. atroviride</i>	Почва / Soil	74,7±2,5	59,0±1,0	0,79±0,03	++++
<i>T. koningii</i>	Спорокарпы Sporocarps	53,0±1,7	0	0	++
KG54-43		82,0±0	8,3±0,6	0,10±0,01	+
K-01D	Древесина Decaying wood	71,3±3,2	55,0±4,6	0,77±0,04	++++
K-05G		69,0±1,7	59,3±0,6	0,86±0,02	++++

Примечание: КМЦ – карбоксиметилцеллюлоза; наибольшие значения показателей выделены жирным шрифтом.
Note: СМС – carboxymethylcellulose; the highest values are shown in bold.

Таблица 4 / Table 4

Целлюлазная и фосфатсольбилизирующая активность *T. atroviride* и его консорциума с *A. chroococcum*
Cellulase and phosphate solubilizing activity of *T. atroviride* and its consortium with *A. chroococcum*

Вариант Variant	Деструкция целлюлозы, 21 сут Cellulose destruction, 21 day		Фосфатсольбилизация, 11 сут Phosphate solubilization, 11 day	
	Снижение массы фильтра, % Filter weight reduction, %	рН	Концентрация в КЖ, мг/мл Concentration in CL, mg/mL	
			Белок Protein	Монофосфат-ионы Monophosphate ions
Среда без азота / Medium without nitrogen				
Контроль / Control	0,0	7,58±0,05	н. п. / b. l.	0,039±0,003
<i>T. atroviride</i>	0,0	7,70±0,05	0,072±0,010	0,059±0,003
<i>Tr.</i> + <i>Az.</i>	3,1±0,4	6,76±0,15	0,16±0,05	0,107±0,007
Среда с азотом / Medium with nitrogen				
Контроль / Control	0,0	7,60±0,05	н. п. / b. l.	0,044±0,005
<i>T. atroviride</i>	8,0±1,0	7,51±0,05	0,234±0,026	0,072±0,005
<i>Tr.</i> + <i>Az.</i>	9,4±0,6	6,74±0,25	0,284±0,009	0,123±0,003

Примечание: наибольшие значения показателей выделены жирным шрифтом; КЖ – культуральная жидкость, *Tr.* – триходерма, *Az.* – азотобактер, н. п. – ниже предела обнаружения / Note: the highest values are shown in bold; CL – culture liquid, *Tr.* – *T. atroviride*, *Az.* – *A. chroococcum*, b. l. – below detection limit.

Таблица 5 / Table 5

Результаты биотестирования суспензий *T. atroviride* на препарате «Эколюм»
Results of *T. atroviride* suspensions biotesting by “Ecolum” preparation

Вариант / Variant	Показатель флуоресценции, имп/с Fluorescence index, imp/s	Индекс токсичности Toxicity index
Контроль / Control	1682±370	–
Суспензия 2 · 10 ⁵ кон./мл Suspension 2 · 10 ⁵ con./mL	5163±563	–191±28
Суспензия 10 ⁷ кон./мл Suspension 10 ⁷ con./mL	11789±188	–492±166

Примечание: прочерк обозначает отсутствие значения.
Note: a dash indicates that there is no value.

При исследовании фосфатсольбилизирующей способности отмечено, что растворение фосфатов значительно ускоряется при использовании консорциума *T. atroviride* + *A. chroococcum* в сравнении с монокультурой триходермы (+92,2% в безазотистой среде и +70,8% в среде с NaNO₃) (табл. 4).

Одним из признаков растворения фосфатов служит увеличение кислотности среды. Так, при исследовании фосфатсольбилизирующей способности отмечено, что растворение фосфатов консорциумом штаммов сопровождалось детектируемым снижением рН культуральной жидкости более чем на 0,8 единиц. Также косвенно о наличии фосфатсольбилизирующей активности можно судить по увеличению уровня секреции белка в культуральную жидкость (табл. 3).

Экотоксикологическая оценка суспензий *T. atroviride*. Для дальнейшего внедрения изучаемых микроорганизмов в практику экологически ориентированного сельского хозяйства определяли безопасность их рабочих суспензий методами биотестирования. Суспензии изолята *T. atroviride* с титром 10⁷ кон./мл используемым для обработки семян, и с титром 2 · 10⁵ кон./мл, предназначенным для внесения в почву, не вызывали угнетения биолюминесценции в биотесте с использованием препарата «Эколюм». Напротив, выявлена стимуляция тест-функции, что говорит о положительном влиянии *T. atroviride* на *E. coli*, а также об отсутствии в суспензии триходермы потенциально токсичных веществ (табл. 5).

В биотесте на *D. magna* также показано, что суспензия с титром 2 · 10⁵ кон./мл является

безопасной для особей данного вида. При этом отмечается гибель дафний в тесте при титре конидий 10^7 , который используется для предпосевной инокуляции семян. Вероятно, это связано с механическим воздействием конидий *T. atroviride* на фильтровальный аппарат дафний. Поскольку инокулянт с таким титром предназначен для обработки семян перед посевом в почву, в экосистемах не будет достигаться столь высокая концентрация конидий гриба.

Заключение

Грибы р. *Trichoderma* – излюбленный объект исследования российских и зарубежных учёных, которые проводят многочисленные опыты по изучению их агрономически полезных свойств. В то же время, чрезвычайно актуально использование в сельскохозяйственной практике аборигенных штаммов и их консорциумов, которые приспособлены к агроклиматическим условиям конкретного региона. С этой целью штаммы триходермы выделяли из различных экониш на территории г. Кирова и его окрестностей. Первичный скрининг антифунгальных свойств среди 26 исследованных изолятов выявил штамм *T. atroviride* К-01П с наибольшей активностью в отношении различных фитопатогенов. Этот штамм был отобран для дальнейших исследований, в рамках которых была показана биологическая совместимость и синергизм его действия в ассоциациях с азотфиксирующими бактериями, которые широко используются в современном сельском хозяйстве.

В частности, удалось показать, что консорциум *T. atroviride* + *A. chroococcum* обладает фитостимулирующими свойствами в отношении проростков горчицы белой и клевера паннонского, что отразилось в увеличении индекса роста на 18,2 и 34,7% соответственно. В случае клевера наилучшие ростовые показатели были достигнуты при инокуляции семян ассоциацией *Trichoderma* + *Azotobacter* + *Fischerella* + *Rhizobium* (увеличение индекса роста на 40,5%). В рамках исследования целлюлазной и фосфатсольюбилизирующей способности *T. atroviride* было доказано, что в составе консорциума с азотобактером эта активность значительно возрастает, что особенно ярко проявляется при культивировании штаммов на безазотистых средах. Исследования токсичности *T. atroviride* К-01П в отношении стандартных тест-систем «Эколюм» и *Daphnia magna* показали экологическую безопасность суспензии с титром $2 \cdot 10^5$ кон./мл, предназначенной для внесения в почву.

Таким образом, результаты исследования потенциала использования *T. atroviride* как в монокультуре, так и в консорциумах с бактериями-азотфиксаторами расширяют представления об агрономически ценных свойствах данных микроорганизмов и открывают перспективу создания на их основе биопрепаратов комплексного действия.

Литература

1. Sood M., Kapoor D., Kumar V., Sheteiwiy M.S., Ramakrishnan M., Landi M., Araniti F., Sharma A. *Trichoderma*: The “secrets” of a multitasking biocontrol agent // *Plants*. 2020. V. 9. No. 6. Article No. 762. doi: 10.3390/plants9060762
2. 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. doi: 10.25750/1995-4301-2024-1-006-018
3. Barbosa J.Z., Hungria M., Prior S.A., Moura M.C., Poggere G., Motta A.C.V. Improving yield and health of legume crops via co-inoculation with rhizobia and *Trichoderma*: a global meta-analysis // *Appl. Soil Ecol.* 2022. V. 176. Article No. 104493. doi: 10.1016/j.apsoil.2022.104493
4. Домрачева Л.И., Ковина А.Л., Кондакова Л.В., Ашихмина Т.Я. Цианобактериальные симбиозы и возможность их практического использования (обзор) // *Теоретическая и прикладная экология*. 2021. № 3. С. 21–30. doi: 10.25750/1995-4301-2021-3-021-030
5. Neelipally R.T.K.R., Anoruo A.O., Nelson S. Effect of co-inoculation of *Bradyrhizobium* and *Trichoderma* on growth, development, and yield of *Arachis hypogaea* L. (peanut) // *Agronomy*. 2020. V. 10. No. 9. Article No. 1415. doi: 10.3390/agronomy10091415
6. Velmourougane K., Prasanna R., Chawla G., Nain L., Kumar A., Saxena A.K. *Trichoderma*–*Azotobacter* biofilm inoculation improves soil nutrient availability and plant growth in wheat and cotton // *J. Basic Microbiol.* 2019. V. 59. No. 6. P. 632–644. doi: 10.1002/jobm.201900009
7. Prasanna R., Kanchan A., Ramakrishnan B., Ranjan K., Venkatachalam S., Venkatachalam S., Hossain F., Shivay Y.S., Krishnan P., Nain L. Cyanobacteria-based bioinoculants influence growth and yields by modulating the microbial communities favourably in the rhizospheres of maize hybrids // *Eur. J. Soil Biol.* 2016. V. 75. P. 15–23. doi: 10.1016/j.ejsobi.2016.04.001
8. Saber W.I.A., Abd El-Hai K.M., Ghoneem K.M. Synergistic effect of *Trichoderma* and *Rhizobium* on both biocontrol of chocolate spot disease and induction of nodulation, physiological activities and productivity of *Vicia faba* // *Res. J. Microbiol.* 2009. V. 4. No. 8. P. 286–300. doi: 10.3923/jm.2009.286.300
9. Авдеенко А.П., Черненко В.В., Горячев В.П., Горячева С.А. Эффективность применения биологических

фунгицидов на озимой пшенице // Сельское, лесное и водное хозяйство. 2014. № 7 [Электронный ресурс] <https://agro.snauka.ru/2014/07/1523> (Дата обращения: 22.01.2025).

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

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

12. Михайловская Н.А., Войтка Д.В., Юзефович Е.К., Барашенко Т.Б. Действие трёхкомпонентного микробного инокулянта на урожайность ржи озимой и ячменя ярового // Рациональное использование природных ресурсов в агроценозах: материалы международной научно-практической конференции. Симферополь: ИТ «Ариал», 2020. С. 31–33. doi: 10.33952/2542-0720-15.05.2020.17

13. Алимova Ф.К. Промышленное применение грибов рода *Trichoderma*. Казань: Казанский государственный университет им. В.И. Ульянова-Ленина, 2006. 209 с.

14. Sutton D.A., Fothergill A.W., Rinaldi M.G. Guide to clinically significant fungi. Baltimore: Williams & Wilkins, 1998. 471 p.

15. Практикум по микробиологии / Под ред. Н.С. Егорова. М.: Московский гос. университет, 1976. 308 с.

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

17. Методы экспериментальной микологии / Под ред. В.И. Билай. Киев: Наук. думка, 1973. 243 с.

18. Teather R.M., Wood P.J. Use of Congo red-polysaccharide interaction in enumeration and characterization of cellulolytic bacteria from the bovine rumen // Appl. Environ Microbiol. 1982. V. 43. No. 4. P. 777–780. doi: 10.1128/aem.43.4.777-780.1982

19. Aliyat F.Z., Maldani M., El Guilli M., Nassiri L., Ibijbijen J. Phosphate-solubilizing bacteria isolated from phosphate solid sludge and their ability to solubilize three inorganic phosphate forms: calcium, iron, and aluminum phosphates // Microorganisms. 2022. V. 10. No. 5. Article No. 980. doi: 10.3390/microorganisms10050980

20. Стариков П.А., Шешегова Т.К. Скрининг изолятов *Trichoderma* spp., перспективных для биоконтроля *Fusarium culmorum* // Микроорганизмы и плодородие почвы: материалы I Всероссийской научно-практической конференции с международным участием, посвященной 90-летию со дня рождения профессора Е.М. Панкратовой. Киров: Вятский ГАТУ, 2022. С. 128–131.

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

References

1. Sood M., Kapoor D., Kumar V., Sheteiwiy M.S., Ramakrishnan M., Landi M., Araniti F., Sharma A. *Trichoderma*: The “secrets” of a multitasking biocontrol agent // Plants. 2020. V. 9. No. 6. Article No. 762. doi: 10.3390/plants9060762

2. Domracheva L.I., Starikov P.A., Kovina A.L., Ashikhmina T.Ya. Application of *Trichoderma* micromycetes and trichoderma-based consortia in agrobiotechnology (review) // Theoretical and Applied Ecology. 2024. No. 1. P. 6–18 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2024-1-006-018

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

4. Domracheva L.I., Kovina A.L., Kondakova T.V., Ashikhmina T.Ya. Cyanobacterial symbioses and their practical use (review) // Theoretical and Applied Ecology. 2021. No. 3. P. 21–30 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2021-3-021-030

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

6. Velmourougane K., Prasanna R., Chawla G., Nain L., Kumar A., Saxena A.K. *Trichoderma*–*Azotobacter* biofilm inoculation improves soil nutrient availability and plant growth in wheat and cotton // J. Basic Microbiol. 2019. V. 59. No. 6. P. 632–644. doi: 10.1002/jobm.201900009

7. Prasanna R., Kanchan A., Ramakrishnan B., Ranjan K., Venkatachalam S., Venkatachalam S., Hossain F., Shivay Y.S., Krishnan P., Nain L. Cyanobacteria-based bioinoculants influence growth and yields by modulating the microbial communities favourably in the rhizospheres of maize hybrids // Eur. J. Soil Biol. 2016. V. 75. P. 15–23. doi: 10.1016/j.ejsobi.2016.04.001

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

9. Avdeenko A.P., Chernenko V.V., Goryachev V.P., Goryacheva S.A. Efficiency of use of biological fungicides on winter wheat // Agriculture, forestry and water management. 2014. No. 7 (in Russian) [Internet resource] <https://agro.snauka.ru/2014/07/1523> (Accessed: 22.01.2025).

10. Belyakov A.M., Tubalov A.A. Efficiency of using the drug "Geostim" in the cultivation of winter wheat in the Volgograd region // Environmental aspects of land use in modern economic formations: materialy Mezhdunarodnoj nauchno-prakticheskoy konferentsii. Volgograd: Volgogradskiy GAU, 2017. P. 399–405 (in Russian).
11. Mikhailovskaya N.A., Voitka D.V., Yukhnovets A.V., Barashenko T.B., Dyusova S.V. Efficiency of separate and combine application of *A. brasilense*, *B. circulans* and *T. longibrachiatum* for the treatment of winter triticale sowing on eroded luvisol sandy loam soils // Soil Science and Agrochemistry. 2021. No. 1. P. 129–138 (in Russian).
12. Mikhailovskaya N.A., Voitka D.V., Yuzefovich E.K., Barashenko T.B. Effect of three-component microbial inoculant on winter rye and spring barley yields // Rational use of natural resources in agrocenoses: Materialy mezhdunarodnoj nauchno-prakticheskoy konferentsii. Simferopol, 2020. P. 31–33 (in Russian). doi: 10.33952/2542-0720-15.05.2020.17
13. Alimova F.K. Industrial use of fungi of the genus *Trichoderma*. Kazan: Kazanskiy gosudarstvennyy universitet im. V.I. Ulyanova-Lenina, 2006. 209 p. (in Russian).
14. Sutton D.A., Fothergill A.W., Rinaldi M.G. Guide to clinically significant fungi. Baltimore: Williams & Wilkins, 1998. 471 p.
15. Microbiology Workshop / Ed. N.S. Egorov. Moskva: Moskovskiy gos. universitet, 1976. 308 p. (in Russian).
16. Netrusov A.I., Egorov M.A., Zakharchuk L.M. Microbiology Workshop. Moskva: Akademiya, 2005. 608 p. (in Russian).
17. Methods of experimental mycology / Ed. V.I. Bilay. Kiev: Naukova dumka, 1973. 243 p. (in Russian).
18. Teather R.M., Wood P.J. Use of Congo red-poly-saccharide interaction in enumeration and characterization of cellulolytic bacteria from the bovine rumen // Appl. Environ Microbiol. 1982. V. 43. No. 4. P. 777–780. doi: 10.1128/aem.43.4.777-780.1982
19. Aliyat F.Z., Maldani M., El Guilli M., Nassiri L., Ibjibjen J. Phosphate-solubilizing bacteria isolated from phosphate solid sludge and their ability to solubilize three inorganic phosphate forms: calcium, iron, and aluminum phosphates // Microorganisms. 2022. V. 10. No. 5. Article No. 980. doi: 10.3390/microorganisms10050980
20. Starikov P.A., Sheshhegova T.K. Screening of *Trichoderma* spp. isolates promising for biocontrol of *Fusarium culmorum* // Microorganisms and soil fertility: Materialy I Vserossijskoj nauchno-prakticheskoy konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem, posvyashchennoj 90-letiyu so dnya rozhdeniya professora E.M. Pankratovoj. Kirov: Vyatskiy GATU, 2022. P. 128–131 (in Russian).
21. Metcalf D.A., Wilson C.R. The process of antagonism of *Sclerotium cepivorum* in white rot affected onion roots by *Trichoderma koningii* // Plant Pathology. 2001. V. 50. No. 2. P. 249–257. doi: 10.1046/j.1365-3059.2001.00549.x