

Биоконтрольные свойства ризобий в отношении вредных организмов: механизмы действия, спектр активности, эффективность (обзор)

М. М. АСТАХОВ, Н. С. ТОМАШЕВИЧ, А. М. АСАТУРОВА

Федеральный научный центр биологической защиты растений, Краснодар, п/о 39, 350039, Российская Федерация

Резюме. Исследование проводили с целью поиска и анализа данных о биоконтрольных свойствах ризобий и эффективности их применения при подавлении возбудителей заболеваний. Проанализированы 118 источников за 1984–2024 гг. из баз Scopus, Web of Science и российского индекса научного цитирования по ключевым словам: биологический контроль, биоконтроль ризобий, болезни растений, антагонистическая активность ризобий, антифунгальная активность, бактерицидная активность, нематодцидная активность, производство антибиотиков и ферментов, бактериоцины, индуцированная системная резистентность, ризобии в защите растений. Ризобии часто показывают высокую или среднюю эффективность в биоконтроле как на бобовых, так и небобовых культурах при сдерживании развития фитопатогенных грибов и бактерий, а также фитопаразитических нематод. Ризобии могут осуществлять прямой или опосредованный биоконтроль. Прямое воздействие заключается в непосредственном подавлении вредных организмов благодаря синтезу широкого спектра соединений, включая бактериоцины, сидерофоры, гидролитические ферменты. Обнаружено свойство ризобий нарушать чувствую кворума фитопатогенных бактерий, снижая их патогенность и вредоносность. Прямой антагонизм, исследуемый в двойных культурах *in vitro*, может не проявляться, тогда как использование тех же штаммов ризобий на растениях может эффективно снижать заболеваемость путем опосредованного действия в системе ризобии-растение-вредный агент. Такой биоконтроль подразумевает запуск экспрессии защитных генов растений и индукцию системной устойчивости растений, что приводит к синтезу фитогормонов, фитоалексинов и защитных ферментов, ответственных за снижение заболеваемости. Комбинация азотфиксирующих ризобий с другими PGPR-агентами позволяет повысить продуктивность бобовых культур благодаря расширению спектра полезных функций микроорганизмов, включая усвоение питательных веществ и защиту от болезней. Использование возможностей клубеньковых бактерий контролировать вредные организмы позволит идентифицировать максимально эффективные природные штаммы и расширить потенциальную функциональность уже разработанных коммерческих инокулянтов.

Ключевые слова: ризобии, клубеньковые бактерии, биологический контроль, антагонизм, индуцированная системная устойчивость.

Сведения об авторах: М. М. Астахов, младший научный сотрудник (e-mail: astahov.91@inbox.ru); Н. С. Томашевич, кандидат сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник; А. М. Асатунова, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник.

Для цитирования: Астахов М. М., Томашевич Н. С., Асатунова А. М. Биоконтрольные свойства ризобий в отношении вредных организмов: механизмы действия, спектр активности, эффективность (обзор) // Достижения науки и техники АПК. 2024. Т. 38. № 7. С. 4–21. doi: 10.53859/02352451_2024_38_7_4

Biocontrol properties of rhizobia against harmful organisms: mechanisms of action, spectrum of activity, efficiency (review)

М. М. Astakhov, N. S. Tomashevich, A. M. Asaturova

Federal Scientific Center for Biological Plant Protection, Krasnodar, p/o 39, 350039, Russian Federation

Abstract. The study aimed to find and analyse data on the biocontrol properties of rhizobia and the effectiveness of their use in suppressing pathogens. 118 sources for 1984–2024 from Scopus, Web of Science and the Russian Science Citation Index were analysed using the following keywords: biological control, rhizobia biocontrol, plant diseases, antagonistic activity of rhizobia, antifungal activity, bactericidal activity, nematocidal activity, production of antibiotics and enzymes, bacteriocins, induced systemic resistance, rhizobia in plant protection. Rhizobia often show high or medium efficiency in biocontrol on both legumes and non-legume crops in restraining the development of phytopathogenic fungi and bacteria, as well as phytoparasitic nematodes. Rhizobia can provide direct or indirect biocontrol. Direct action consists in immediate suppression of harmful organisms through synthesis of a wide range of compounds, including bacteriocins, siderophores, hydrolytic enzymes. The property of rhizobia to disrupt the quorum sensing of phytopathogenic bacteria, reducing their pathogenicity and harmfulness, has been discovered. Direct antagonism studied in double cultures *in vitro* may not manifest itself, whereas the use of the same rhizobia strains on plants can effectively reduce the incidence of the disease by indirect action in the rhizobia-plant-harmful agent system. Indirect biocontrol involves triggering the expression of plant defence genes and inducing systemic plant resistance, which leads to the synthesis of phytohormones, phytoalexins and protective enzymes responsible for reducing the incidence of the disease. A combination of nitrogen-fixing rhizobia with other PGPR agents allows to increase the productivity of legumes due to an expansion of the spectrum of useful functions of microorganisms, including nutrient absorption and protection against diseases. Using the capabilities of nodule bacteria to control harmful organisms will allow identifying the most effective natural strains and expanding the potential functionality of already developed commercial inoculants.

Keywords: rhizobia; nodule bacteria; biological control; antagonism; induced systemic resistance.

Author Details: M. M. Astakhov, junior research fellow (e-mail: astahov.91@inbox.ru); N. S. Tomashevich, Cand. Sc. (Agr.), leading research fellow; A. M. Asaturova, Cand. Sc. (Biol.), leading research fellow.

For citation: Astakhov MM, Tomashevich NS, Asaturova AM [Biocontrol properties of rhizobia against harmful organisms: mechanisms of action, spectrum of activity, efficiency (review)]. Dostizheniya nauki i tekhniki APK. 2024;38(7):4–21. Russian. doi: 10.53859/02352451_2024_38_7_4

Потеря плодородия почв, изменение климата и усиление атак патогенов и вредителей – основные проблемы, с которыми сталкивается современное сельское хозяйство. Растения постоянно подвергаются воздействию ассоциированных с почвой фитопатогенов, таких как грибы, оомицеты, бактерии, а также повреждаются паразитическими нематодами. При этом мировые ежегодные потери урожая важных

сельскохозяйственных культур от заболеваний составляют от 20 % до 40 % [1].

Бобовые занимают важнейшую часть среди всех сельскохозяйственных культур в мире с площадью выращивания на 2016 г. более 201 млн га. Такая распространённость бобовых связана с высоким содержанием растительных белков и питательной ценностью для людей и животных. Благодаря положительному влиянию

бобовых на плодородие и агрономические показатели почв, а также обеспечению накопления азота в почве, их считают ценными предшественниками в севооборотах. Международным годом бобовых (зернобобовых) культур был объявлен ООН в 2016 г., признав их потребление полезным для здоровья человека, а их выращивание ценным для устойчивости сельского хозяйства из-за способности фиксировать атмосферный азот [2].

Инокуляция бобовых культур клубеньковыми бактериями – важнейший агрономический прием повышения урожайности и качества зерна, позволяющий в полной мере обеспечить азотное питание растений. В глобальном масштабе соя – наиболее возделываемая бобовая культура и представляет собой лучший пример успешного использования азотфиксирующих почвенных микробных инокулянтов. Бразилию относят к крупнейшему производителю сои в мире и примеру успешного внедрения ризобияльной инокуляции – около 78 % посевных площадей сои (36,5 млн га) в этой стране были инокулированы в 2019/20 сельскохозяйственном году. Экономия от замещения азотных минеральных удобрений инокулянтами составила около 13 млрд долларов США в год [3].

Несмотря на широкое применение инокулянтов в Российской Федерации, в сельскохозяйственной практике ризобии рассматривают исключительно как микроорганизмы, обеспечивающие азотное питание растений посредством растительно-микробного симбиоза. Однако существует множество исследований, подтверждающих их потенциал в защите сельскохозяйственных растений от болезней и нематод, посредством прямого или опосредованного действия. Особый интерес представляет их способность опосредованно снижать заболеваемость растений, индуцируя системную устойчивость растений [4].

В представленном обзоре рассмотрено полезное взаимодействие растений с ризобиями (клубеньковыми бактериями) как важной группы ризосферных микроорганизмов, обладающей биоконтрольными свойствами.

Цель исследования – обобщение и анализ научных публикаций, посвященных роли и механизмам действия клубеньковых бактерий в подавлении почвообитающих фитопатогенов и фитопаразитических нематод.

Условия, материалы и методы. Подбор источников информации проводили, исходя из новизны и актуальности материалов. Проанализированы источники, опубликованные за период 1984–2024 гг. Поиск научной литературы осуществляли из ведущих международных баз научного цитирования Scopus и Web of Science и российского индекса научного цитирования (РИНЦ). Поиск публикаций осуществляли по следующим ключевым словам и их комбинациям: biological control (биологический контроль), biocontrol of rhizobia (биоконтроль ризобий), plant diseases (болезни растений), antagonistic activity of rhizobia (антагонистическая активность ризобий), antifungal activity (антифунгальная активность), bactericidal activity (бактерицидная активность), nematocidal activity (нематодцидная активность), production of antibiotics (производство антибиотиков), production of enzymes (производство ферментов), bacteriocins (бактериоцины), induced systemic resistance (индуцированная системная резистентность), rhizobia in plant protection (ризобии в защите растений), PGPR. Кроме того, в поисковой запрос включали таксономические названия клубеньковых бактерий. Всего проанализировано 118 источников литературы.

Результаты и обсуждение. Биоконтрольные свойства клубеньковых бактерий. Механизмы биологического контроля. Ризобии отличаются от большинства других почвенных микроорганизмов тем, что существуют в двух экологических нишах, находясь как в свободноживущей форме в почве, так и в симбиотической, внутри растений-хозяев. Следовательно, у них должна быть универсальная стратегия выживания, независимо от того, обитают ли они в почве или тканях растений. Ризобии начали рассматривать как объекты биоконтроля относительно недавно, в сравнении с такими широко известными и распространенными в почве агентами как *Bacillus* или *Pseudomonas*, которые имеют долгую историю применения в сельском хозяйстве. Однако известно, что клубеньковые бактерии обладают теми же механизмами биоконтроля, что и другие наиболее известные и изученные агенты, включая такие роды как *Bacillus*, *Pseudomonas*, *Pantoea*, *Serratia*, а также *Streptomyces* [1, 5].

Биоконтроль – процесс, посредством которого живой организм ограничивает рост или распространение нежелательных организмов или патогенов [1, 6, 7]. Механизмы биоконтрольного действия включают либо прямой антагонизм (гиперпаразитизм, антибиоз), либо опосредованное взаимодействие (индуцированная устойчивость, конкуренция и др.) [7, 8, 9].

Почва – среда обитания как ризобий, так и фитопатогенов, ассоциированных с почвой, что вынуждает их взаимодействовать и искать способы подавления друг друга для обеспечения жизнедеятельности и воспроизводства. Поэтому биоконтрольные свойства ризобий наиболее полно изучены в отношении почвенных патогенов и почвообитающих фитопаразитических нематод [10].

Существует несколько основных путей, через которые ризобии, подобно другим PGPR-агентам могут предотвращать заболеваемость растений или снижать их вредоносность [11, 12, 13]. Первый путь основан на их способности непосредственно вступать во взаимоотношения с фитопатогенами и противодействовать им, продуцируя различные соединения, включая антибиотические вторичные метаболиты, сидерофоры и ферменты, которые разрушают клеточные структуры грибов или подобно свободноживущим PGPR-микроорганизмам. Встречаются сидерофоры, которые проявляют антифунгальные свойства. Кроме того, производство сидерофоров, таких как вицибактин, ризобактин и шизокинен в условиях железного стресса дает ризобиям дополнительное преимущество, ограничивая жизнедеятельность патогенов из-за железного голодания [11, 14].

Второй путь основан на стимулировании защитных сил растений благодаря экспрессии множества защитных генов, приводящей к синтезу фенолов, флавоноидов или других фитоалексинов, а также защитных ферментов, таких как хитиназа, окислительная липоксигеназа, пероксидаза и полифенолоксидаза [4, 15, 16]. Последние два фермента катализируют синтез фенольных соединений, обладающих антагонистическим действием [17]. После активации защитной реакции растения используют системную передачу сигналов, чтобы обеспечить защиту дистальных тканей, вызывая быстрый и сильный иммунный ответ против инвазий патогенов [18]. Изучена роль ризобияльных липополисахаридов в запуске индуцированной системной устойчивости [19, 20].

Третий путь основан на способности симбиотических микроорганизмов улучшать питание растений. Агенты биоконтроля могут повышать доступность

различных элементов питания, что считают важным вкладом в рост растений, а улучшенное питание может косвенно влиять на их взаимодействие с патогенами, поскольку более здоровые организмы обладают повышенной устойчивостью к болезням [21]. Ризобии оказывают наиболее специфическое положительное влияние на растение, поскольку обладают уникальной способностью к азотфиксации и при эффективном растительно-микробном симбиозе способны полноценно обеспечить растения азотом [22]. Помимо азота, ризобии улучшают доступность других макроэлементов в почве, включая фосфор [23]. Четвертый путь, из-за которого может снижаться вредоносность фитопатогенов – повышение стрессоустойчивости растений к различным абиотическим факторам почвы, включая физические (засуха) и химические (засоление, экстремальные значения pH почвы, высокое содержание тяжелых металлов) [11, 24].

Первый и второй механизмы рассматривают в качестве биоконтроля наиболее часто, тогда как третий и четвертый пути имеют второстепенную роль в сдерживании вредных объектов. Однако мы считаем их не менее важными, так как полноценно питающееся и защищенное от абиотических стрессов растение в конечном итоге менее подвержено губительному воздействию возбудителей заболеваний [11]. В контексте обзора рассматриваются первые два механизма регуляции вредных для растений объектов.

Несмотря на то, что железо одно из наиболее распространенных элементов в земной коре, в почве с нейтральной и щелочной реакцией оно существует в трехвалентном (Fe^{3+}) состоянии, которое имеет тенденцию образовывать нерастворимые твердые вещества, недоступные для растений. Клубеньковым бактериям, как и другим ризосферным микроорганизмам, приходится конкурировать с микроорганизмами за ограниченное доступное железо в ризосфере. Этот микроэлемент считают одним из важнейших в жизнедеятельности ризобий, поскольку регулирует развитие клубеньков, активность нитрогеназы и, в конечном счете, обеспечивает азотфиксацию. Ризобийные бактерии приспособились к лимитирующим условиям Fe^{3+} путем секреции сидерофоров, которые помимо хелатирования и удерживания Fe в почвенном растворе, обеспечивают фиторемедиацию из-за снижения токсичности тяжелых металлов для растений [25, 26].

Среди сидерофоров, продуцируемых ризобиями распространены соединения гидроксоматного типа, включая шизокинен, экспрессируемый *Rhizobium leguminosarum* IARI 917, ризобактин *Rhizobium meliloti*, ризобактин 1021 *R. meliloti* 1021, вицибактин *R. leguminosarum* и *R. phaseoli* [14]. Гидроксоматные сидерофоры потенциально способны снижать заболеваемость растений подобно *Pseudomonas putida*, который снижал поражение риса *Magnaporthe oryzae* [27]. При конкуренции микроорганизмов за источники питания, а именно железо, микроорганизмы, синтезирующие сидерофоры, успешнее занимают ризосферу. Это подтверждает исследование *in vitro* антагонизма *P. fluorescens* и *Sinorhizobium fredii* к *Fusarium udum*, где происходило увеличение подавления гриба при железодефиците, по сравнению со средой, обеспеченной железом [28].

Выработка таких литических ферментов, разрушающих клеточные стенки патогенных грибов и бактерий, как хитиназа, β -1,3-глюканаза, протеаза и липаза также отмечена у клубеньковых микроорганизмов [28, 29, 30]. Помимо синтеза хитиназы ризобиями, бактерии рода

Bradyrhizobium способны индуцировать экспрессию генов хитиназы сои, которая выделяется во внеклеточные пространства растения и приводит к деградации клеточных стенок фитопатогенных грибов, что было показано при заражении *F. oxysporum* [16].

Одно из фундаментальных свойств PGPR-агентов, обуславливающих биоконтроль вредных организмов, – производство антибиотиков, которые подавляют различные виды бактерий в низких концентрациях (<10 ppm) [31]. Однако, сведения о том, что ризобии синтезируют антибиотики ограничены, в сравнении со свободноживущими PGPR-агентами, которые обладают широким спектром антибиотиков. Трифолитоксин – один из немногих антибиотиков, синтезируемых ризобиями. Это соединение идентифицировано у *R. leguminosarum* bv. *trifolii* T24 и обеспечивало ему конкурентное преимущество в клубеньках клевера относительно аборигенных популяций ризобий, естественно находящихся в почве [32]. Трифолитоксин ингибирует большинство представителей класса *Alphaproteobacteria*, включая бактерии рода *Rhizobium*, фитопатогены *Agrobacterium* spp., а также возбудителя животных *Brucella abortus*. Исходя из того, что трифолитоксин продуцируют *R. leguminosarum* bv. *trifolii* T24 и одновременно ингибирует бактерии рода *Rhizobium*, вероятно, этот штамм обладает устойчивостью к антибиотику. Эта особенность была успешно использована для подавления аборигенных штаммов ризобий при конкуренции за образование клубеньков на растениях фасоли и увеличении клубенькования эффективным симбиотическим штаммом T24 [33]. Согласно современному исследованию, полногеномное секвенирование показало, что штамм T24 относится к *R. anhuiense* [34].

Нужно иметь в виду, что корневые клубеньки включают микробиом, который помимо ризобий может содержать ряд других микроорганизмов, способных производить антибиотические вещества, ответственные за биоконтроль патогенов. Например, корневые клубеньки *Medicago sativa* содержали *Brevibacillus brevis*, продуцирующие антибактериальные бритацидины и набор молекул грамицидинового типа, которые названы бритацидинами [35].

Ризобийные популяции конкурируют с неризобийными представителями ризосферы, которые обладают способностью производства широкого спектра антибиотиков, губительных для восприимчивых ризобий в почве. Следовательно, внутренняя устойчивость к антибиотикам – желательная особенность для популяции ризобий [36]. Так, среди 76 штаммов ризобий, выделенных из почв России (Амурская область), большинство проявили резистентность к стрептомицину, эритромицину, рифампицину и налидиксовой кислоте, а наибольшая чувствительность отмечена к тетрациклину и карбенициллину. Штаммы *B. elkanii* By-4, By-34, By-35, By-37, By-38, Bp-22 были резистентны к исследуемым антибиотикам [37]. В другом исследовании 32 изолята *Rhizobium*, устойчивых к ампициллину и рифампицину, были выделены в Индии из корневых клубеньков бобового растения *Macrotyloma uniflorum* [38].

При успешной конкуренции ризобии колонизируют ткани корня и в этом случае становятся способными подавлять рост и развитие почвенных фитопатогенов, вытеснять их из зоны влияния на растения [39].

Принимая во внимание тот факт, что ризобии не способны синтезировать типичные для PGPR антибиотики, они способны продуцировать широкий спектр

бактериоцинов – класс бактерицидных антибиотико-подобных пептидов или белков, узкий спектр действия и белковая природа которых отличает их от антибиотиков. Антагонизм бактериоцинов можно наблюдать *in vitro* при использовании метода дисков, подобно тому, как тестируют антибиотики [40].

Принято, что бактериоцины подавляют рост близкородственных штаммов ризобий в процессе конкуренции и не имеют прямого отношения к биоконтролю [41, 42]. Однако обнаружено, что бактериоцины молочнокислых бактерий и бактерий рода *Bacillus* подавляли рост различных видов бактериальных патогенов, а *B. thuringiensis* производит бактериоцины с широким спектром активности, ингибируя патогены человека *Listeria monocytogenes*, *Staphylococcus aureus*, *Klebsiella pneumoniae*, *Pseudomonas aeruginosa* и *Vibrio cholerae*, а также грибок *Aspergillus* [41]. При межвидовой конкуренции с патогенами растений, обнаружены бактериоцины *B. licheniformis* P40, способные эффективно ингибировать возбудителя мягкой гнили картофеля *Erwinia carotovora* [43]. Активность этих веществ изучали и в отношении ризобий. Обнаружено, что штаммы клубеньковых бактерий вызывали ингибирование почвенных *Clostridium* sp., *Vibrio* sp. и *Enterobacter* sp., а также растительных патогенов *Pseudomonas savastanoi* и *Erwinia chrysanthemi* [44, 45]. Однако не все ризобии способны синтезировать бактериоцины. Так, из 25 изолятов *Rhizobium*, выделенных из ризосферы и клубеньков маша, только четыре были способны продуцировать бактериоцины [40].

Существует опыт внедрения гена биосинтеза феназина из *P. chromraphis* 06 в *R. etli* USDA9032. Модифицированный и продуцирующий феназин штамм *R. etli* в двойной культуре подавлял рост *Botrytis cinerea* и *F. oxysporum* *in vitro*. Однако модификация штамма *R. etli* привела и к негативным эффектам – ризобии перестали фиксировать азот и обладали слабым ростом в бульонной культуре, что, вероятно, указывает на подавление роста ризобий в присутствии феназина [46]. Несмотря на антифунгальную активность, модификация штаммов может приводить к подобным нежелательным эффектам, ограничивая их применение в биоконтроле и давая основу для новых исследований.

Ризобийное клубенькование на корнях бобовых культур позволяет привлечь другие полезные эндосимбиотические бактерии, которые могут сдерживать развитие фитопатогенов. Так, например, *Paraburkholderia sabiae* из филума *Pseudomonadota*, выделенная из корневого клубенька *Mimosa caesalpiniiifolia*, обладает двумя наборами системы секреции белка T6SS (Type VI secretion system) – T6SS-1 и T6SS-3. В конкурентном эксперименте с несколькими распространенными растительными патогенами (*Pseudomonas syringae* DC3000, *Pectobacterium carotovorum* LMG2404 и *Ralstonia solanacearum* DSM9544) мутированный *P. sabiae* утратил функцию T6SS-1 и T6SS-3. В результате мутант без T6SS был менее конкурентоспособен, в сравнении с неизмененным штаммом, что подчеркивает роль T6SS в конкуренции между *P. sabiae* и патогенами растений [47]. Известно также, что T6SS обеспечивает выживание и приспособленность бактерий *Pseudomonas*, обнаруживаясь с частотой встречаемости 25,0 % [48]. Однако в другом исследовании T6SS-зависимую антибактериальную активность *Azorhizobium caulinodans* не наблюдали при взаимодействии с модельным штаммом *Escherichia coli* и *Agrobacterium tumefaciens*, но была обнаружена

роль T6SS в симбиозе и повышении симбиотической конкурентоспособности ризобий [49].

Система T6SS – наношприц, который позволяет бактериям вводить белки, называемые эффекторами, как в эукариотические, так и в прокариотические клетки. Механизм ввода эффекторных белков T6SS напоминает впрыск фаговой ДНК у бактериофага T4 [50]. T6SS имеется у многих бактерий, патогенных для млекопитающих, включая человека, а также у многих грамотрицательных бактерий из различных сред обитания [50, 51]. В отношении T6SS, где клетками-мишенями служат прокариоты, многие из известных эффекторов, нацеленные на бактерии, обладают токсической функцией (липазы, ДНКазы и пептидогликаназы), убивая потенциальных конкурентов [52].

Согласно современным исследованиям, T6SS отвечает за множество функций и наряду с вирулентностью может выполнять те же функции, что и другие системы секреции, участвующие в общении с внеклеточной средой и другими организмами. Гены T6SS обнаружены у нескольких видов ризобий и тот факт, что в большинстве случаев T6SS растительной микробиоты участвует в межбактериальной конкуренции, позволяет предположить возможный вклад этой системы в биоконтрольные свойства ризобий [52, 53, 54]. При оценке роли T6SS в клубеньковых бактериях обнаружено, что эффекторы этой системы действительно участвуют в бактериальной конкуренции и обладают антибактериальной активностью [52].

Цианистый водород, или синильная кислота (HCN), представляет собой летучий вторичный метаболит, ингибирующий некоторые металлсодержащие ферменты, в частности, медьсодержащую цитохром-С-оксидазу, тем самым ингибируя цепь переноса электронов и подавляя снабжение клеток энергией. Действие HCN может приводить к подавлению роста многих фитопатогенных микроорганизмов. При этом он не токсичен для видов бактерий, которые его производят, благодаря различным приспособленческим механизмам [55]. В обзорах, посвященных ризобийным бактериям, синильная кислота часто продуцируемое и широко распространенное соединение, которое считают одним из основных веществ, обеспечивающих антифунгальную активность [6, 56].

Однако вклад HCN в биоконтроль ризобий может быть переоценен. Так, выявлена неточность в постановке эксперимента первоначального исследования о роли синильной кислоты, которое привело к гипотезе о её биоконтрольных свойствах. Подвергая сомнению вклад HCN в специфическое воздействие на патогенные микроорганизмы, была разработана и проведена серия экспериментов *in vitro*, которая доказала, что уровень HCN, продуцируемый ризобактериями, не коррелирует с наблюдаемыми эффектами биоконтроля [57].

Опосредованное биоконтрольное действие, вызываемое ризобиями, может быть связано со стимулированием синтеза растением различных биологически активных соединений. Фитоалексины известны своей антимикробной активностью, их рассматривают в качестве биомаркеров степени устойчивости/толерантности растений. Медикарпин и маакиаин – основные изофлавоноиды, содержащиеся в нуте в виде фитоалексинов. Использование изолятов *Rhizobium* может эффективно приводить к накоплению транскриптов трёх генов, контролирующих ключевые фенилпропаноидные ферменты (фенилаланин-аммиаклиаза, халконсинтаза и изофлавоноидредуктаза), и, в конеч-

ном итоге, к накоплению медикарпина и маакиаина. *Rhizobium* spp. значительно увеличивает активность защитных ферментов растений – пероксидазы и полифенолоксидазы, и способствует накоплению фенольных соединений, которые снижают заболеваемость растений, что было изучено на примере фузариозного увядания нута [29].

Многие фитопатогенные бактерии приобретают патогенность только при высокой плотности бактериальной популяции, которая обнаруживается при накоплении молекул, чувствительных к кворуму и называемых аутоиндукторами. Интерференция сигналов – механизм биоконтроля, основанный на вмешательстве в чувство кворума посредством ферментативной деградации аутоиндукторов. Ризобиальный штамм *Mesorhizobium* sp. S5, выделенный из ризосферы картофеля, наряду с такими агентами биоконтроля как *Bacillus*, *Pseudomonas*, *Streptomyces* и *Arthrobacter* разрушал как синтетические, так и природные формы аутоиндукторов *Pectobacterium carotovorum* subsp. *carotovorum* – возбудителя мягкой гнили картофеля [58]. В другом исследовании *Rhizobium* sp. NAO1 нарушал чувство кворума у *P. aeruginosa* PAO1 и препятствовал формированию биопленки [59].

Неоднозначной остается роль ризобиотоксина, выделяемого клубеньковыми бактериями. Изначально ризобиотоксин был обнаружен у *B. elkanii* и проявил сильное ингибирование роста *Macrophomina phaseolina*, однако позднее он был признан растительным токсином, вызывающим хлороз листьев сои. Сегодня функцию ризобиотоксина изучают с точки зрения регуляции симбиоза между *B. elkanii* и бобовыми растениями-хозяевами, однако другие исследования, указывающие на антифунгальную активность ризобиотоксина, отсутствуют [60].

Спектр активности в отношении фитопатогенных грибов и грибоподобных микроорганизмов. Вредные для растений организмы, ассоциированные с почвой, встречаются повсеместно и поражают широкий спектр сельскохозяйственных культур во всем мире, оказывая негативное влияние на сельское хозяйство из-за связанных с ними экономических потерь и воздействия на окружающую среду. Почвенные фитопатогены могут вызывать до 78,0 % потерь урожайности зерновых и зернобобовых культур, овощей и фруктов. Многие из наиболее агрессивных фитопатогенов — это почвенные грибы, численность которых существенно увеличивается во всем мире [61].

Фитопатогенные почвенные грибы и оомицеты – неспециализированные микроорганизмы, которые длительно сохраняются в почве и вызывают заболевания многих сельскохозяйственных культур. Проявление или отсутствие заболеваний, вызываемых почвенными грибами, во многом зависит от климатических условий, инфекционной нагрузки почвы и системных защитных механизмов растения. Широкую трофическую специализацию обуславливает тип питания – почвенные фитопатогенные грибы относятся к некротрофам и гемибитрофам, питание которых обязательно включает отмершие растительные ткани. Первые уничтожают растительные клетки до начала заражения и колонизации, а затем питаются мертвыми тканями. Гемибитрофы во время начального развития питаются живыми растительными тканями, но по мере развития жизненного цикла они убивают клетки хозяина, впоследствии питаясь мертвыми тканями. Грибы, которые ведут себя как почвенные патогены преимущественно принадлежат отделам *Basidiomycota* и *Ascomycota*, грибоподобные организмы – отделу *Oomycota* [62].

Один из основных факторов вредоносности фитопатогенных грибов, ассоциированных с почвой, заключается в том, что первые симптомы трудно идентифицировать, а к моменту обнаружения инфекции на надземной части растения, урожайность сельскохозяйственных культур и выживаемость растений чаще всего уже серьезно снижены. На бобовых культурах они вызывают ряд симптомов заболеваний как в наиболее уязвимые фазы роста растений – снижение всхожести семян и повреждение проростков, так и в более поздние фазы – корневые гнили, трахеомикоз и увядание (вилт). Способность длительного сохранения и выживания в почве и на растительных остатках обеспечивается образованием покоящихся структур, таких как споры и склероции [62].

К одной из возможных стратегий контроля почвенных фитопатогенов относят инокуляцию семян или почвы ризобиями, что позволяет привнести в ризосферу растений полезные микроорганизмы, которые могут прямо или опосредованно подавлять возбудителей заболеваний, содержащихся в почве. Применение клубеньковых бактерий семейства *Rhizobiaceae* и других семейств в биоконтроле почвенных фитопатогенов, хорошо зарекомендовало себя на бобовых культурах [10, 17, 29], а также ряде небобовых культур, включая подсолнечник (*Helianthus annuus*), бамию (*Abelmoschus esculentus*), капусту полевую (*Brassica campestris*) [63, 64]. Анализ литературы показывает, что наибольшее количество исследований, посвященных активности клубеньковых бактерий против вредных объектов направлено на почвенные фитопатогенные грибы и оомицеты, из-за их высокой вредоносности и распространённости в агроценозах.

Известно положительное влияние ризобий на снижение заболеваемости бобовых культур, вызванной различными видами грибов *Fusarium* [65, 66, 67], *Macrophomina phaseolina* [68, 69], *Rhizoctonia solani* [68, 70, 71], *Athelia rolfsii* (anamorph. *Sclerotium rolfsii*) [72, 73], *Sclerotinia* [64], *Cylindrocladium parasiticum* [74], *Ascochyta* [75, 76], а также широко специализированных оомицетов родов *Phytophthora* [77, 78], и *Pythium* [56, 79].

Существуют исследования фунгицидной активности ризобий в отношении почвенных грибоподобных организмов – оомицетов рода *Phytophthora* и *Pythium* – широко специализированных патогенов, которые поражают несколько семейств растений, включая Бобовые (*Fabaceae*). Фитофторозные и питиевые корневые гнили особенно часто проявляются на тяжелых глинистых почвах, склонных к заболачиванию, поскольку такие условия способствуют образованию спорангиев и высвобождению зооспор [78].

Была проведена оценка фунгицидной активности штамма *B. japonicum* против корневой гнили сои, вызываемой *Phytophthora megasperma*. Исследование проводили в горшках с различными концентрациями грибов. Увеличение популяции ризобий способствовало увеличению количества клубеньков и биомассы растений, а также снижению тяжести заболевания. С помощью электронной микроскопии было обнаружено, что ризобии колонизируют поверхность и внутреннюю часть кончиков гиф [77].

В исследовании *in vitro* изоляты *Rhizobium* ингибировали рост трех изолятов *Phytophthora clandestina*, выделенных из подземного клевера (*Trifolium subterraneum* L.). Максимальное ингибирование роста мицелия *P. clandestina* составило 44,0...61,0 % в зависимости от изолята. При этом штаммы *Rhizobium* CB

82 и *Rhizobium* CB 756 проявили высокую активность в отношении двух изолятов *P. clandestina* [78].

R. solani, вызывающий различные заболевания на более чем 500 видах растений, успешно подавлялся штаммами ризобий, выделенными из гороха, нута и фасоли в двойной культуре с образованием зон ингибирования. В продолжении исследования, на микро-размноженных подвоях *Prunus amygdalus* × *Prunus persica*, поражаемых *R. solani*, внесение ризобий в стерилизованный торф за неделю до искусственного инфицирования патогенным грибом позволило увеличить выживаемость растений [70].

В исследовании *in vitro* была подтверждена антифунгальная активность вторичных метаболитов ризобий с использованием стерильных фильтратов жидкой культуры ризобий в отношении фитопатогенных (*F. solani*, *F. moniliforme*, *F. roseum*, *F. oxysporum*, *Rhizoctonia solani*, *Pythium ultimum*, *P. irregulare*) и полезных грибов (*Trichoderma harzianum*, *T. koningii*) [79].

Подавление *Sclerotium rolfsii* (по современной классификации *Athelia rolfsii*) шестью штаммами *Rhizobium* sp., выделенными из арахиса (*Arachis hypogaea*) изучали Ganesan, Kuppusamy, Sekar в условиях *in vitro*. Наиболее эффективные штаммы ризобий RI-2 и RI-3 продуцировали летучие соединения и проявили ингибирование на уровне 60,5 % и 62,5 % соответственно [72].

В исследовании из четырех протестированных изолятов *Bradyrhizobium* sp. ингибировал радиальный рост грибов *M. phaseolina*, *R. solani*, *F. solani* и *F. oxysporum*, тогда как другие три ризобиальных изолята ингибировали рост по меньшей мере трех грибов. При испытании бесклеточных фильтратов жидкой культуры ризобий зона ингибирования ожидаемо уменьшалась или отсутствовала. Зоны ингибирования обнаруживались вокруг колоний *M. phaseolina* и *F. solani* [68].

В другом эксперименте оценивали влияние различных концентраций культуральных фильтратов *Rhizobium japonicum* на антифунгальную активность. Использование неразбавленного фильтрата ризобий способствовало увеличению ингибирования *F. solani* до 72,7 % и *M. phaseolina* до 73,3 %. При снижении концентрации фильтрата пропорционально снижался и процент ингибирования фитопатогенов. В полевых условиях инокуляция семян сои суспензией *R. japonicum* приводила к снижению корневой гнили при высокой инфекционной нагрузке *F. solani* и *M. phaseolina* в почве [69]. *B. japonicum* FCBP-SB-406 продемонстрировал значительный потенциал в борьбе с *M. phaseolina* посредством индуцирования устойчивости растений из-за увеличения количества защитных ферментов, включая каталазу, пероксидазу, полифенолоксидазу, фенилаланин-аммиакилазу и супероксиддисмугтазу [80].

Несмотря на то, что ризобии способны к азотфиксации, взаимодействуя только с бобовыми культурами, они широко распространены в качестве эндофитов многих растений. Ризобии могут быть доминирующими представителями эндофитного корневого сообщества небобовых растений, включая пшеницу, рис, рапс, но они не способны вызывать азотфиксацию [81]. Так, например, *Bradyrhizobium* sp. оказался доминирующим таксоном как в больных, так и здоровых растениях гибридного бамбука [24]. Несмотря на широкую встречаемость, роль ризобий в корневой системе небобовых растений не всегда ясна.

Поскольку ризобии обладают антагонизмом в отношении фитопатогенных грибов, их биоконтрольные свойства могут использоваться и на небобовых культу-

рах [17]. Сдерживание развития грибных заболеваний растений *Brassica campestris* или антагонистическая активность в тестах на двойных культурах отмечена у рода *Mesorhizobium*. Так, антагонистический эффект *M. loti* MP6, выделенного из клубеньков *Mimosa pudica*, в отношении *S. sclerotiorum* проявился на уровне 75,0 % *in vitro*. Было отмечено положительное влияние *M. loti* MP6 на колонизацию корневой системы. Ризобии в полевых условиях индуцировали прорастание семян, ранний вегетативный и поздний репродуктивный рост растений капусты в почве, зараженной *S. sclerotiorum* [64]. Облегчение симптомов и снижение тяжести заболевания киллой, вызываемой простейшим паразитом *Plasmodiophora brassica*, обнаружено на саженцах рапса, инокулированных *M. huakuii*. При совместной инокуляции *P. brassica* и *M. huakuii* корневая система растений рапса была значительно более развита, чем у растений инокулированных только *P. brassicae*. Коинокуляция позволила уменьшить галлообразование, и способствовала накоплению как нитратного, так и аммонийного азота в корнях [82].

В исследовании на двойных культурах ингибирующий эффект ризобий проявлялся в наибольшей степени в отношении изолятов *F. oxysporum* и *Pythium ultimum* (до 30,35 % и 29,75 % соответственно) и в наименьшей степени *R. solani* (до 16,0 %). Исследование подтверждает, что ризобии синтезировали ряд вторичных метаболитов, обладающих незначительной антифунгальной активностью *in vitro*, однако интересным было бы оценить также эффект ризобий *in planta*, связанный с опосредованной защитой от почвенных фитопатогенов, включая возможную индукцию роста и иммунитета растения [83].

Среди 14 штаммов ризобий наибольшей активностью в отношении *M. phaseolina*, *R. solani*, *F. solani* обладали штаммы *R. meliloti* KUMH 139 и *R. meliloti* KUMH 555. В полевом эксперименте на растениях подсолнечника и бамии инокуляция семян позволила более чем на 50,0 % снизить заражение *M. phaseolina* и фузариозной инфекции в вариантах *R. meliloti* KUMH 139 и KUMH 555 и *B. japonicum* KUMH 569 [63].

Способности ризобий успешно конкурировать с почвенной микробиотой подтверждаются в эксперименте с *Medicago polymorpha*, где инокуляция растений *Ensifer medicae* WSM 419 позволила смягчить воздействие на растения нестерильной почвенной суспензии, которая содержала сложное микробное сообщество, включая фитопатогены. Инокуляция растений ризобиями снижала заболеваемость и повышала выживаемость растений в присутствии живого почвенного инокулята от 18,0 % до 80,0 % и более, относительно результата, полученного в контрольном варианте без внесения почвенного инокулята [21].

Отмечена эффективность применения *Bradyrhizobium* sp. BXYD3 в снижении заболевания сои красной корончатой гнилью, вызываемой *Cylindrocladium parasiticum* (телеоморфа *Calonectria ilicicola*). Ингибирование патогена проявилось в чашках, когда в питательную среду добавляли профильтрованные через мембрану корневые экссудаты проростков сои и выращивали на ней *C. parasiticum*. Наблюдали как снижение диаметра колонии гриба, так и количество продуцируемых спор. В эксперименте с песчаным грунтом в инокулированном ризобиями песке заболеваемость и индекс болезни снизились до 22,93 % и 8,64 ед. соответственно при инокуляции ризобиями, тогда как без инокуляции они составили 78,65 % и 35,60 ед. соответственно [74].

Среди почвенных патогенов особое место занимают грибы рода *Fusarium*, поскольку они обладают широкой специализацией растений-хозяев, распространены по всему миру и обладают значительной адаптивностью и видовым разнообразием. Грибы рода *Fusarium* способны вызывать заболевание, известное под названием синдрома внезапной смерти сои (SDS), которое широко распространено в США. Лишь малая часть видов может вызывать симптомы этого заболевания, включая *F. virguliforme* и *F. brasiliense*. Обнаружено, что обработка семян сои *B. japonicum* и посев в почву, зараженную *F. virguliforme*, эффективно снижает заболеваемость и тяжесть SDS, по сравнению с необработанным контролем, особенно на стадии проростков, когда заболевание наиболее вредоносно [84, 85].

Род *Sinorhizobium* (синоним *Ensifer*), в отличие от *Bradyrhizobium* более быстрорастущий и, как показало исследование штаммов, выделенных из почв Эфиопии, более адаптированы к засолению почвы (повышенным концентрациям NaCl), а также загрязнению почвы тяжелыми металлами и химическими пестицидами. Несмотря на это жизнеспособность обоих родов была существенно ограничена пониженной кислотностью почвы – рост отсутствовал при pH ниже 5,0 [86].

Биоконтрольные свойства рода *Sinorhizobium* в отношении возбудителей болезней растений, насколько нам известно, менее изучены в современной литературе. Тем не менее, штаммы *S. meliloti*, выделенные из растений рода *Medicago*, проявляли фунгицидный эффект *in vitro* в отношении пяти штаммов *Ascochyta medicaginicola* с ингибированием роста мицелия до 60,0 %. В вегетационном эксперименте с растениями *Medicago truncatula*, инокуляция штаммом-антагонистом *S. meliloti* 10.16/R6, при инфицировании *A. medicaginicola*, позволила значительно уменьшить длину гниения побегов и корней на 65,0 %, снизить количество погибших растений на 80,0 %, а также увеличить длину корней и биомассу корней и побегов, по сравнению с контрольными саженками, инфицированными *A. medicaginicola* [75]. В другом исследовании штамм *S. fredii* KCC5 с хитиназной и β -1,3-глюканазной активностью существенно ингибировал рост *F. udum* в двойных культурах. Сканирующая микроскопия подтвердила перфорацию гиф гриба, лизис, фрагментацию и деградацию мицелию и потерю структурной целостности конидий *F. udum*, что может быть связано с действием литических ферментов *S. fredii*. Так же показана конкурентоспособность *S. fredii* и эффективная колонизация тканей корня – количество колониеобразующих единиц (КОЕ) составило в среднем 4,6 [28].

При поиске полезных штаммов клубеньковых бактерий целесообразно проводить скрининг на устойчивость ризобий к присутствию вредных агентов. Определено, что метаболитная бесклеточная часть культуральной жидкости многих распространенных почвенных грибов, включая сапрофитные и фитопатогенные, угнетает рост клубеньковых бактерий. Ризобийные штаммы CB-530, BU-1 и BU-2 не были чувствительны к метаболитам *Myrothecium roridum* и *F. moniliforme* и не ингибировались бесклеточной культурой грибов, тогда как CB-1024 был чувствителен. Культуральные фильтраты *Gliocladium roseum*, *Thielavia basicola* и *Drechslera pedicellata* ингибировали штаммы CB-530 и BU-2, но не CB-1024. Большинство протестированных грибов подавляли рост ризобий *in vitro* [87].

Спектр активности в отношении фитопатогенных бактерий. Бактериальные заболевания на многих

культурах, включая бобовые культуры, вызывают существенные потери урожая и на сегодняшний день количество средств борьбы с бактериальными заболеваниями сильно ограничено, в сравнении, например, с грибами [88].

В российском каталоге пестицидов и агрохимикатов к 2024 г. на бобовых культурах имеют регистрацию 22 препарата химической или микробиологической природы, из которых 4 препарата химической природы зарегистрированы в отношении бактериозов бобовых культур (горох, соя, люпин, нут, чечевица). При этом ризобии в РФ рассматриваются как группа микроорганизмов, способствующая улучшению азотного питания растений [89]. Применение бактерицидов зачастую считают экономически неоправданным, в связи с чем поиск любых средств борьбы с бактериальными заболеваниями актуально [88].

Существует несколько примеров успешного применения ризобий для снижения вреда, приносимого бактериальными фитопатогенами. Инокуляция фасоли *R. etli* перед инокуляцией патогенной бактерией *P. syringae* pv. *phaseolicola* позволила эффективно защитить растения от галлофтороза фасоли и привела к значительному увеличению устойчивости к заболеванию – размер поражения листьев снизился на 75,0 %, в сравнении с контролем, обработанным только патогеном. Была доказана активация индуцированной устойчивости растений при инокуляции *R. etli* [20].

R. leguminosarum bv. *phaseoli* увеличивал устойчивость фасоли к болезни, вызываемой *Xanthomonas axonopodis* pv. *phaseoli* в тепличных и полевых условиях. Инокуляция *R. leguminosarum* bv. *phaseoli* как восприимчивого к *X. axonopodis* pv. *phaseoli* сорта Хомейн и линии Ks21479, так и устойчивых линий BF13607 и Ks51103 вызывала устойчивость растений и снижала тяжесть заболевания на 35 % [88].

Бактериоцины ризобий обладают бактерицидной активностью к фитопатогенным бактериям. Так, бактериоцины *Rhizobium* sp. STM 1823 вызывали ингибирование почвенных бактерий родов *Clostridium* sp., *Vibrio* sp. и *Enterobacter* sp. [45]. Штаммы *Rhizobium* sp. из другого исследования подавляли растительные бактериальные патогены с образованием зоны ингибирования – *P. savastanoi* CFBP 2074 и 13519a (23...25 мм), а также десяти штаммов *Erwinia chrysanthemi* (11...15 мм) [44]. Однако, не все бактериоцины способны подавлять рост фитопатогенов. Эти метаболиты штаммов *R. leguminosarum* bv. *viceae* F15, D14 и Z25 были антагонистическими в отношении родственных ризобий, но не ингибировали рост неризобийных культур, включая фитопатогены *Agrobacterium radiobacter*, *Agrobacterium tumefaciens*, *Xanthomonas campestris* [90].

Поскольку бактериальные фитопатогены обладают широкой специализацией по отношению к поражаемым сельскохозяйственным культурам, агенты биоконтроля возможно эффективно использовать не только на бобовых. Совместная инокуляция клубней картофеля патогеном *P. carotovorum* и *Paraburkholderia sabiae* – эндосимбиотической неризобийной бактерией, выделенной из клубеньков, позволила значительно снизить заболеваемость бактериальной мягкой гнилью до диапазона 0...17,0 %. При совместном 24-часовом культивировании *P. sabiae* в чашке с бактериальными фитопатогенами и симбионтами растений, включая *Burkholderiaceae*, *Pseudomonadaceae*, *Enterobacteriaceae* происходило логарифмическое снижение КОЕ микроорганизмов, находящихся рядом с

P. sabiae. Снижение log KOE существенно отличалось в зависимости от тест-объекта. Например, в присутствии *P. sabiae*, максимальное снижение количества клеток на 9 log KOE отмечали у важного патогена томатов *P. syringae* DC3000, минимальное – у возбудителя мягкой гнили *Dickeya dadanii* с уменьшением менее чем на 1 log KOE. *P. sabiae* подавляла *in vitro* и такие значимые патогены растений как *Burkholderia plantarii*, *Ralstonia solanacearum*, *Pectobacterium carotovorum* [47].

При изучении ризосферы здоровых растений томата выделен штамм *B. japonicum*, который снижал заболеваемость томата *R. solanacearum* – возбудителя бактериального увядания. Было обнаружено, что *in vitro* штамм *B. japonicum* BRC 2485 не сдерживал развитие возбудителя заболевания, тогда как *in vivo* индуцировал системную устойчивость томата благодаря продукции абсцизовой кислоты – гормона, отвечающего за приспособление растения к негативным факторам [91]. В другом исследовании, неуставленные эндофитные ризобии, выделенные из тканей корня табака и обозначенные таксоном *Rhizobiales*, в тесте *in vitro* проявили антагонистическую активность против патогенного на табаке *R. solanacearum* [92].

Спектр активности в отношении фитопаразитических нематод. Известно, что ризобии могут обладать нематодической активностью. При этом активностью обладают и культуральные фильтраты, не содержащие клеток, что свидетельствует о метаболической активности этой группы микроорганизмов [19, 93]. Известны примеры эффективного применения ризобий при искусственном заражении нематодами рода *Meloidogyne* и соевой цистообразующей нематодой. В исследовании с *M. javanica* культуральные фильтраты штаммов *Bradyrhizobium* sp. NFB-1, *Rhizobium* sp. NFB-2, *S. meliloti* NFB-28 и *S. meliloti* NFB-29 вызывали гибель личинок второго возраста на уровне 66,0 %, 62,0 %, 50,0 % и 45,0 % соответственно в условиях *in vitro*, при уровне гибели в контроле 0,1 %. В условиях теплицы нематодическая активность ризобий была подтверждена как при однократной обработке почвы, так и в ассоциации с *T. harzianum* [68]. Против *M. incognita*, которая повреждает растения нута, высокую активность, на уровне высокотоксичного карбофурана, проявили штаммы ризобий NFB-103, NFB-107 и NFB-109. При их комбинации с флюоресцирующими бактериями *Pseudomonas* нематодическая активность увеличивалась [94].

Влияние ризобий на зараженность растений нематодами также была исследована на растениях чечевицы. Успешная борьба с нематодами *M. incognita* отмечена при совместном применении органических удобрений и инокуляции *Rhizobium* sp. Комбинированное применение *Rhizobium* sp. вместе с коровьим навозом и порошком яичной скорлупы существенно снизило популяцию нематод в почве и поражение корней *M. incognita*. Авторы связывают положительное влияние органических удобрений на снижение популяции нематод с улучшением структуры почвы, что создает благоприятные условия для роста растений и привлекает в почвенный микробиом полезные микроорганизмы, которые, в свою очередь, проявляют нематодический эффект [95].

В продолжении исследований, авторами была рассмотрена инокуляция растений нута р. *Rhizobium* совместно с *Glomus intraradices* и *Pseudomonas straita*, которая позволила снизить инфекцию, вызванную нематодой *M. incognita* и почвенным патогеном *M. phaseolina*

как в отдельности, так и при совместной инфекции, что проявилось в увеличении длины растений, массы побегов и корней, количестве стручков, клубеньков, а также снижении индекса корневой гнили. Максимальный эффект при двойном инфекционном фоне по всем показателям получен при применении *Rhizobium* совместно с *G. intraradices* и *P. straita*. При индексе заболевания 5 и 122 галлов на растение в контрольном варианте, тройная инокуляция почвы позволила снизить индекс заболевания до 2 и количество галлов до 23 шт. [96].

Другая нематода, которая успешно подавляется ризобиями, – картофельная цистообразующая нематода *Globodera pallida*. Живые и убитые нагреванием клетки *R. etli* G12 индуцировали в корнях картофеля системную устойчивость к нематод, которая была вызвана синтезом ризобинальных липополисахаридов [19].

Высокая эффективность культуральных фильтратов ризобий в отношении нематод достигнута при скрининге штаммов, выделенных в Пакистане в университете Карачи. Они вызывали высокую смертность личинок нематод *M. incognita* – до 86,6 %, тогда как в контроле гибель составляла 30,0 % [93].

S. fredii – еще один важный агент биоконтроля против соевой цистообразующей нематоды *Heterodera glycines* – вредоносного вида нематод, который распространен на территориях, где сою культивируют длительное время. Цисты *H. glycines* обладают мощной устойчивостью к окружающей среде, а яйца внутри цисты могут сохраняться в почве в течение нескольких лет. При благоприятных условиях окружающей среды яйца *H. glycines* развиваются в личинку второй стадии, что имеет решающее значение для проникновения в корни сои. Применение суспензии *S. fredii* Snb183 способствовало уменьшению количества молодых особей и цист, а также ингибировало вылупление яиц *H. glycines* благодаря индукции биосинтеза изофлавоноидов генистеина и даидзеина и повышения устойчивости соевых бобов к инфекции *H. glycines* [97].

Взаимодействие ризобий и других полезных микроорганизмов в биологическом контроле. Важнейшая роль ризобий заключается в обеспечении потребностей растений в азоте, в то время как ассоциация растений с другими эндофитными микроорганизмами обеспечивает стимуляцию роста растений, повышая устойчивость к болезням, синтезируя фитогормоны, а также мобилизуя нерастворимые соединения фосфора в доступные для растений растворимые соединения [98]. В связи с этим актуальным направлением возделывания бобовых культур считают совместное применение ризобий с другими полезными микроорганизмами.

Клубеньковые бактерии могут выступать в качестве единственного агента защиты семян от семенной и почвенной инфекции в виду их прямого антагонизма и индукции системной устойчивости растений, а могут применяться в комплексе с биологическими или химическими средствами защиты растений, при условии синергетического эффекта применяемых продуктов. Совместное применение ризобий и известных биоконтрольных агентов успешно проведено на арахисе [99], сое [100, 101] и тарви (*Lupinus mutabilis*) – бобовом растении Андского региона, который расположен в центральной зоне Колумбии [102].

При использовании инокуляции семян или почвы ризобиями совместно с другими PGPR-агентами, важно оценивать их совместимость, чтобы выявить межмикробные взаимодействия и определить возмож-

ности разработки комплементарных комбинаций биологических агентов. В целом взаимодействие между микроорганизмами разных видов способствует либо их сосуществованию без значительного угнетения друг друга, либо доминированию одного из микроорганизмов. Относительно ризобий и других PGPR-агентов возможны взаимодействия различных типов, включая нейтраллизм, комменсализм и антагонизм [103]. Например, такое исследование по совместимости агентов было проведено среди восьми эффективных против *Phytophthora medicaginis* и *Phytophthora sojae* антибиотикопродуцирующих изолятов *Streptomyces* с *B. japonicum* и двух штаммов *S. meliloti*, выделенных из сои и люцерны соответственно [104].

Рассмотрим положительные эффекты комбинированного применения ризобий и свободноживущих PGPR-бактерий, которые способны принести растениям большую пользу, чем отдельное использование биологических агентов.

Ассоциация между микроорганизмами и растениями-хозяевами может поддерживать плодородие почвы и здоровье растений. Действительно, сосуществующие в консорциуме виды микроорганизмов могут оказывать синергическое полезное действие на растение, выполняя различные функции. Несмотря на множество полезных для растений свойств ризобий, встречаются штаммы, которые не обладают высокой активностью в отношении фитопатогенов и, при высокой инфекционной нагрузке почвы самостоятельно не могут обеспечить существенное снижение заболеваемости. В связи с этим актуальным направлением исследования считают дополнение симбиотической активности известными эффективными биоконтрольными агентами [105].

Совместная инокуляция растений с применением свободноживущих PGPR-бактерий и ризобий не должна ограничивать образование клубеньков и активность азотфиксации. Пример отсутствия ограничения клубенькования – исследование биоконтрольного штамма *Bacillus* sp. CHERP5 и *Bradyrhizobium* sp. SEMIA6144. Их совместное применение при заражении растений *S. rolfii*, позволило сохранить количество клубеньков на уровне контроля с инокуляцией без заражения *S. rolfii*, тогда как при заражении *S. rolfii* способствовало защите растения и увеличению количества клубеньков. Кроме того, штамм ризобий не влиял на способность *Bacillus* sp. CHERP5 обеспечивать защиту растений арахиса от *S. rolfii* с помощью индукции системной устойчивости и прайминга [73].

Штаммы PGPR способны усиливать образование клубеньков, что было показано на примере штамма *B. amyloliquefaciens* LL2012, который продуцировал высокие уровни ауксина, гиббереллинов и салициловой кислоты и количество клубеньков сои, вызванное *B. japonicum*, что подтверждает привлекательность использования их совместной инокуляции в составах коммерческих инокулянтов [106].

Некоторые бактерии способны синтезировать липохитоолигосахариды, которые усиливают сигнал между бобовыми и ризобиями, тем самым способствуя симбиозу и фиксации азота. Подобное явление наблюдали при совместной инокуляции растений сои *Serratia proteamaculans* 1-102 со штаммом *B. japonicum* 532с, что привело к увеличению количества клубеньков, сухой массы растений и фиксированного азота [98].

Тест на биосовместимость *Mesorhizobium* sp. CN1233 с *Pseudomonas fluorescens* LRE-2 выявил синергический эффект коинокуляции семян нута, который

проявился в улучшении симбиотических характеристик, качества почвы и урожайности зерна нута [107].

Применение ризобий в комбинации с флюоресцирующими бактериями *Pseudomonas* способствует увеличению нематодцидной активности к *M. incognita*, в сравнении с обработкой только ризобиями [94].

Мета-анализ совместной инокуляции бобовых ризобиями и *Trichoderma* spp. показал, что эта технология обеспечивает растениям многочисленные преимущества, по сравнению с инокуляцией исключительно ризобиями [108].

Совместная инокуляция с *Funnelliformis mosseae* и *Sinorhizobium medicae* увеличивала усвоение питательных веществ люцерной и ее рост, что улучшало здоровье растений. Совместная инокуляция арбускулярными грибами и ризобиями регулировала физиологический и биохимический статус растений, способствуя выработке защитных соединений и снижению тяжести увядания, вызванной *F. oxysporum* на 81,8 % [109].

Совместное применение арбускулярных грибов *Glomus mosseae* и *Bradyrhizobium* sp. BXYD3 позволило снизить заболевание сои красной корончатой гнилью, вызываемой *Cylindrocladium parasiticum* (телеоморфа *Calonectria ilicicola*). Количество колониеобразующих единиц *C. parasiticum* в корне растения снизилось более чем на 50,0 % при инокуляции ризобиями и/или арбускулярными грибами [74].

Далее рассмотрим негативные последствия комбинации ризобий и свободноживущих PGPR, которые нужно учитывать, создавая консорциум полезных микроорганизмов. Одно из примеров несовместимости ризобий и других PGPR-агентов – исследование Чао, где *in vitro* показано, что фильтрат культуры *R. leguminosarum* bv. *phaseoli* 6-3 ингибировал рост как патогенных, так и полезных грибов. Рост штаммов *Trichoderma* в целом подавлялся всеми штаммами ризобий, за исключением *Bradyrhizobium* sp. WU143, а *T. koningii* оказался более чувствителен ко всем остальным штаммам ризобий [79]. Rosier указывает на то, что необходимо должным образом учитывать аспект бактериальных взаимодействий, которые происходят в ризосфере. Совместное культивирование азотфиксирующего симбионта люцерны *S. meliloti* Rm8530 с *B. subtilis* UD1022 значительно снижало образование биопленок ризобий и подавляло гены восприятия кворума, ответственные за образование симбиотически активных биопленок [110].

Препараты на основе ризобий в России. Способность клубеньковых бактерий снижать заболеваемость растений и механизмы, обеспечивающие биологический контроль фитопатогенов, активно изучаются в современной зарубежной литературе [11, 12, 13]. Несмотря на преимущества ризобий в качестве агентов биоконтроля, исследования по этому направлению в нашей стране достаточно ограничены. В России ризобии рассматривают исключительно как средство улучшения азотного питания растений, стимуляции роста и повышения урожайности. При этом микробиологические препараты на основе ризобий считают агрохимикатами и не относят к категории средств защиты растений [89]. Изучение биоконтрольных свойств ризобий позволило бы выбрать наиболее эффективные и конкурентные в ризосфере штаммы, которые способствовали бы не только улучшению питания, но и снижению инфекционных заболеваний. Требуется и изучение комбинаций свободноживущих PGPR-агентов с ризобиями для создания на их основе эффективного консорциума микроорганизмов.

На сегодняшний день встречается довольно ограниченное количество российских исследований, акцентирующих внимание на способность клубеньковых бактерий обеспечивать защиту растений от вредных организмов. Так, например, в структуре всех посевных площадей РФ соя лидер по посевным площадям среди бобовых культур. Однако в обзоре, посвященному биологической защите сои, ризобии вовсе не рассматривали в качестве агентов для защиты растений [111, 112]. В исследовании Борзенковой отмечена незначительная эффективность препарата Нитрагин при снижении общей зараженности семян сои [113]. Хакимова и др. обнаружили антифунгальную активность штаммов *R. leguminosarum*, выделенных из чины и фасоли, в отношении *F. solani* [114]. Некоторые российские исследователи отмечали биоконтрольные свойства ризобий, ссылаясь на зарубежных исследователей [115].

Исследования, посвященные полезным эффектам клубеньковых бактерий в России, ведут с акцентом преимущественно на анализ морфофизиологических показателей растений, развития симбиотического аппарата и продуктивности бобовых культур [116, 117]. Однако коллектив Уфимского Федерального исследовательского центра, включая Баймиева и других исследователей, изучает вопросы взаимодействия ризобий с близкородственными штаммами, а именно конкуренцию между клубеньковыми бактериями посредством антибиотических соединений. Среди тропических штаммов клубеньковых бактерий открыт феномен подавления ризобиями синтеза белка других бактерий путем блокировки работы рибосом, приводящая к активации SOS-ответа [118]. Подобные исследования позволяют не только оценить конкурентное взаимодействие штаммов ризобий при колонизации растения, но и шаг на пути к пониманию возможностей этой группы микроорганизмов в биологическом контроле фитопатогенов.

Выводы. В ходе анализа 118 литературных источников подтверждено, что ризобии обеспечивают биоконтроль как благодаря прямому антагонистическому действию, синтезируя гидролитические ферменты, бактериоцины и антибиотики, так и опосредованно – через индукцию системной устойчивости растений к вредным объектам. В результате анализа исследований *in vitro*, а также вегетационных и полевых экспериментов подтверждена высокая эффективность подавления грибных и бактериальных возбудителей заболеваний, а также фитопаразитических нематод. Ризобии способны *in vitro* ингибировать рост грибов *Phytophthora clandestina* до 61,0 %, *Athelia rolfsii* до 62,5 %, *Fusarium solani* до 72,7 %, *Macrophomina phaseolina* до 73,3 %, *Sclerotinia sclerotiorum* до 75,0 %, *Ascochyta medicaginicola* до 60,0 %, *Pythium ultimum* до 29,75 %.

Усиление защитных свойств ризобий выявлено в комбинации с другими агентами биоконтроля, включая *Bacillus*, *Serratia*, *Pseudomonas*, *Trichoderma* и арбускулярные микоризные грибами. Так, применение клубеньковых бактерий совместно с арбускулярными микоризными гриба способствует снижению тяжести красной корончатой корневой гнили сои, вызываемой *Cylindrocladium parasiticum*, примерно на 55 %, а также снижению тяжести фузариозного увядания люцерны на 81,8 %.

Литература.

1. *Bacterial and fungal biocontrol agents for plant disease protection: Journey from lab to field, current status, challenges, and global perspectives* / M. Ayaz, C.-H. Li, Q. Ali, et al. // *Molecules*. 2023. Vol. 28. Article 6735. URL: <https://www.mdpi.com/1420-3049/28/18/6735> (дата обращения: 30.05.2024).
2. *Legume bioactive compounds: Influence of rhizobial inoculation* / L. R. Silva, C. Bento, A. C. Goncalves, et al. // *AIMS Mi-*

Бактерицидная активность ризобий отмечена в отношении многих фитопатогенных бактерий, вызывающих гнили, а также сосудистые и листовые заболевания растений. В условиях *in vitro* *Rhizobium* sp. ингибировал рост *P. savastanoi* и *Erwinia chrysanthemi*. Обнаружено свойство бактерий *Mesorhizobium* нарушать чувство кворума *Pectobacterium carotovorum* subsp. *carotovorum* из-за разрушения сигнальных молекул – аутоиндукторов. В большинстве случаев положительный эффект от клубеньковых бактерий отмечается в исследованиях с участием растений, где инокуляция способствует индукции системной устойчивости. Так, *Ralstonia solanacearum in vitro* не подавлялся *B. japonicum*, тогда как в исследовании *in vivo* выявлена его эффективность в снижении увядания растений. Активация индуцированной устойчивости проявилась при инокуляции фасоли *R. leguminosarum* bv. *phaseoli*, что привело к снижению тяжести заболевания *X. axonopodis* pv. *phaseoli* на 35,0 %. Подобный эффект достигнут при инокуляции фасоли *R. etli*, применение которого снизило поражение листьев галлофторозом *P. syringae* pv. *phaseolicola* на 75,0 %.

Ризобии могут привлекать в микробиом другие эндосимбиотические бактерии, которые также заселяют ткань корневых клубеньков и могут обладать антагонистической активностью. Одной из таких бактерий считают *Paraburkholderia sabiae*, подавляющей растительные патогены *Pseudomonas syringae*, *Dickeya dadanii*, *Burkholderia plantarii*, *Ralstonia solanacearum* и *Pectobacterium carotovorum*.

Нематицидная активность ризобий также определяется индукцией системной устойчивости растений, приводящей к синтезу растениями защитных соединений, которые подавляют жизнедеятельность личинок фитопаразитических нематод. Инокуляция растений сои штаммами *Bradyrhizobium*, *Rhizobium* и *Sinorhizobium* вызывала гибель до 66,0 % личинок второго возраста. Высокая эффективность подавления *Meloidogyne incognita*, повреждающей ряд бобовых культур, достигается ризобияльной инокуляцией в комбинации с органическими удобрениями, которые улучшают свойства почвы и усиливают защитный эффект, а также применении *Pseudomonas* и *Glomus intraradices*. Липополисахариды ризобий играют важную роль в усилении иммунитета растений при защите от нематод – инокуляция *R. etli* снизила заражение корней *Globodera pallida* до 37%, применение *S. fredii* ингибировало вылупление яиц соевой цистообразующей нематоды *H. glycines* путем индукции биосинтеза изофлавоноидов генистеина и даидзеина.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ.

Исследования выполнены согласно Государственному заданию Министерства науки и высшего образования РФ в рамках НИР по теме № FGRN-2022-0005.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ.

В работе отсутствуют исследования человека или животных.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ.

Авторы работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

- crobiol. 2017. Vol. 3. No. 2. P. 267–278. doi: 10.3934/microbiol.2017.2.267.
3. O'Callaghan M., Ballard R. A., Wright D. Soil microbial inoculants for sustainable agriculture: Limitations and opportunities // *Soil Use and Management*. 2022. Vol. 38. P. 1340–1369. doi: 10.1111/sum.12811.
 4. Induced systemic resistance-like responses elicited by rhizobia / M. L. Tonelli, M. S. Figueredo, J. Rodriguez, et al. // *Plant and Soil*. 2020. Vol. 448. P. 1–14. URL: <https://link.springer.com/article/10.1007/s11104-020-04423-5> (дата обращения: 15.05.2024).
 5. Bacteria as biological control agents of plant diseases / A. Bonaterra, E. Badosa, N. Daranas, et al. // *Microorganisms*. 2022. Vol. 10. No. 9. Article 1759. URL: <https://www.mdpi.com/2076-2607/10/9/1759> (дата обращения: 26.01.2024).
 6. Plant growth promoting rhizobia: challenges and opportunities / S. Gopalakrishnan, A. Sathya, R. Vijayabharathi, et al. // *3 Biotech*. 2015. Vol. 5. P. 355–377. doi: 10.1007/s13205-014-0241-x.
 7. Major biological control strategies for plant pathogens / M. A. Pandit, J. Kumar, S. Gulati, et al. // *Pathogens*. 2022. Vol. 11. No. 2. Article 273. URL: <https://www.mdpi.com/2076-0817/11/2/273> (дата обращения: 11.02.2024).
 8. Kohl J., Kolnaar R., Ravensberg W. J. Mode of action of microbial biological control agents against plant diseases: Relevance beyond efficacy // *Front. Plant Sci.* 2019. Vol. 10. Article 845. URL: <https://www.frontiersin.org/journals/plant-science/articles/10.3389/fpls.2019.00845/full> (дата обращения: 15.03.2024).
 9. Koul B., Chopra M., Lamba S. Microorganisms as biocontrol agents for sustainable agriculture // *Relationship between microbes and the environment for sustainable ecosystem services*. Elsevier, 2022. 377 p. doi: 10.1016/B978-0-323-89938-3.00003-7.
 10. Tabande L., Naseri B. How strongly is rhizobial nodulation associated with bean cropping system? // *Journal of Plant Protection Research*. 2020. Vol. 60. No. 2. P. 176–184. doi: 10.24425/jppr.2020.133307.
 11. Rhizobia: a promising source of plant growth-promoting molecules and their non-legume interactions: examining applications and mechanisms / S. Fahde, S. Boughribil, B. Sijlmasi, et al. // *Agriculture*. 2023. Vol. 13. Article 1279. URL: <https://www.mdpi.com/2077-0472/13/7/1279> (дата обращения: 11.02.2024).
 12. Kebede E. Competency of rhizobial inoculation in sustainable agricultural production and biocontrol of plant diseases // *Front. Sustain. Food Syst.* 2021. Vol. 5. Article 728014. URL: <https://www.frontiersin.org/journals/sustainable-food-systems/articles/10.3389/fsufs.2021.728014/full> (дата обращения: 06.03.2024).
 13. Biological control of plant pathogens: A global perspective / R. Lahlali, S. Ezrari, N. Radouane, et al. // *Microorganisms*. 2022. Vol. 10. No. 3. Article 596. URL: <https://www.mdpi.com/2076-2607/10/3/596> (дата обращения: 07.03.2024).
 14. Timofeeva A. M., Galyamova M. R., Sedykh S. E. Bacterial siderophores: Classification, biosynthesis, perspectives of use in agriculture // *Plants*. 2022. Vol. 11. No. 22. Article 3065. URL: <https://www.mdpi.com/2223-7747/11/22/3065> (дата обращения: 22.03.2024).
 15. Potential of rhizobia in improving nitrogen fixation and yields of legumes / Y. Mabrouk, I. Hemissi, I. B. Salem, et al. // *Symbiosis*. InTech. 2018. URL: <https://www.intechopen.com/chapters/59280> (дата обращения: 22.03.2024). doi: 10.5772/intechopen.73495.
 16. Characterization of soybean chitinase genes induced by rhizobacteria involved in the defense against *Fusarium oxysporum* / J.-Y. Chen, H. Sang, M. I. Chilvers, et al. // *Front. Plant Sci.* 2024. Vol. 15. Article 1341181. URL: <https://www.frontiersin.org/journals/plant-science/articles/10.3389/fpls.2024.1341181/full> (дата обращения: 25.04.2024).
 17. Goyal R. K., Habtewold J. Z. Evaluation of legume–rhizobial symbiotic interactions beyond nitrogen fixation that help the host survival and diversification in hostile environments // *Microorganisms*. 2023. Vol. 11. Article 1454. URL: <https://www.mdpi.com/2076-2607/11/6/1454> (дата обращения: 21.02.2024).
 18. Biocontrol of three severe diseases in soybean / S.-F. Yu, C.-L. Wang, Y.-F. Hu, et al. // *Agriculture*. 2022. Vol. 12. No. 9. Article 1391. URL: <https://www.mdpi.com/2077-0472/12/9/1391> (дата обращения: 23.02.2024).
 19. Lipopolysaccharides of *Rhizobium etli* strain G12 act in potato roots as an inducing agent of systemic resistance to infection by the cyst nematode *Globodera pallida* / M. Reitz, K. Rudolph, I. Schroder, et al. // *Applied and Environmental Microbiology*. 2000. Vol. 66. No. 8. P. 3515–3518. doi: 10.1128/AEM.66.8.3515-3518.2000.
 20. Diaz-Valle A., Lopez-Calleja A. C., Alvarez-Venegas R. Enhancement of pathogen resistance in common bean plants by inoculation with *Rhizobium etli* // *Front. Plant Sci.* 2019. Vol. 10. Article 1317. URL: <https://www.frontiersin.org/journals/plant-science/articles/10.3389/fpls.2019.01317/full> (дата обращения: 07.03.2024).
 21. Rhizobia protect their legume hosts against soil-borne microbial antagonists in a host-genotype-dependent manner / C. N. Jack, K. J. Wozniak, S. S. Porter, et al. // *Rhizosphere*. 2019. Vol. 9. P. 47–55. doi: 10.1016/j.rhisph.2018.11.005.
 22. Lindstrom K., Mousavi S. A. Effectiveness of nitrogen fixation in rhizobia // *Microb Biotechnol.* 2020. Vol. 13. No. 5. P. 1314–1335. doi: 10.1111/1751-7915.13517.
 23. Effect of inoculation by Moroccan rock phosphate-solubilizing rhizobia, versus phosphorus fertilization, on the growth and the phosphorus uptake BY *Vicia faba* / T. Maghraoui, N. Bechtaoui, A. Galiana, et al. // *Pakistan Journal of Agricultural Sciences*. 2016. Vol. 53. P. 817–826. doi: 10.21162/PAKJAS/16.3461.
 24. Seasonal changes in the abundance *Fusarium proliferatum*, microbial endophytes and nutrient levels in the roots of hybrid bamboo *Bambusa pervariabilis* × *Dendrocalamopsis grandis* / L. Li, Y. Wang, C. Yu, et al. // *Front. Plant Sci.* 2023. Vol. 14. Article 1185449. URL: <https://www.frontiersin.org/journals/plant-science/articles/10.3389/fpls.2023.1185449/full> (дата обращения: 21.01.2024).
 25. Grobelak A., Hiller J. Bacterial siderophores promote plant growth: Screening of catechol and hydroxamate siderophores // *Int J Phytoremediation*. 2017. Vol. 19. No. 9. P. 825–833. doi: 10.1080/15226514.2017.1290581.
 26. Rhizobia as a source of plant growth-promoting molecules: Potential applications and possible operational mechanisms / S. K. Jaiswal, M. Mohammed, F. Y. I. Ibny, et al. // *Front. Sustain. Food Syst.* 2021. Vol. 4. Article 619676. URL: <https://www.frontiersin.org/journals/sustainable-food-systems/articles/10.3389/fsufs.2020.619676/full> (дата обращения: 27.01.2024).
 27. Hydroxamate siderophores secreted by plant endophytic *Pseudomonas putida* elicit defense against blast disease in rice incited by *Magnaporthe oryzae* / M. Ashajyothei, S. Velmurugan, A. Kundu, et al. // *Lett Appl Microbiol.* 2023. Vol. 76. No. 12. Article ovad139. URL: <https://academic.oup.com/lambio/article-abstract/76/12/ovad139/7471614?redirectedFrom=fulltext> (дата обращения: 03.02.2024).
 28. Wilt disease management and enhancement of growth and yield of *Cajanus cajan* (L) var. Manak by bacterial combinations amended with chemical fertilizer / H. Kumar, V. K. Bajpai, R. C. Dubey, et al. // *Crop Prot.* 2010. Vol. 29. No. 6. P. 591–598. doi: 10.1016/j.cropro.2010.01.002.
 29. Sinorhizobium spp inoculation alleviates the effect of *Fusarium oxysporum* on *Medicago truncatula* plants by increasing antioxidant capacity and sucrose accumulation / M. Batnini, M. Lopez-Gomez, F. Palma, et al. // *Applied Soil Ecology*. 2020. Vol. 150. Article 103458. URL: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S092913931930486X> (дата обращения: 03.02.2024).
 30. Characterization of rhizobia isolated from leguminous plants and their impact on the growth of ICCV 2 variety of chickpea (*Cicer arietinum* L.) / M. I. Mir, B. K. Kumar, S. Gopalakrishnan, et al. // *Heliyon*. 2021. Vol. 7. No. 11. Article e08321 URL: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S2405844021024245> (дата обращения: 09.02.2024).
 31. Pathogen biocontrol using plant growth-promoting bacteria (PGPR): Role of bacterial diversity / H. Wang, R. Liu, M. P. You,

et al. // *Microorganisms*. 2021. Vol. 9. No. 9. Article 1988. URL: <https://www.mdpi.com/2076-2607/9/9/1988> (дата обращения: 11.02.2024).

32. Post translational modifications of Trifolitoxin: A blue fluorescent peptide antibiotic / B. J. Lethbridge, R. E. Asenstorfer, L. S. Bailey, et al. // *J Antibiot*. 2022. Vol. 75. P. 125–135. doi: 10.1038/s41429-021-00497-0.

33. Robleto E. A., Borneman J., Triplett E. W. Effects of bacterial antibiotic production on rhizosphere microbial communities from a culture-independent perspective // *Appl Environ Microbiol*. 1998. Vol. 64. No. 12. P. 5020–5022. doi: 10.1128/AEM.64.12.5020-5022.1998.

34. Complete genome sequences of two *Rhizobium* strains producing azol(in)e-modified antibiotics / D. Y. Travin, D. Sutormin, P. Mergaert, et al. // *Microbiology Resource Announcements*. 2022. Vol. 11. No. 11. Article e00722-22. URL: <https://hal.science/hal-03833088> (дата обращения: 14.04.2024).

35. Cooperation, competition, and specialized metabolism in a simplified root nodule microbiome / B. L. Hansen, R. D. C. Pes-sotti, M. S. Fischer, et al. // *MBio*. 2020. Vol. 11. No. 4. Article e01917-20. URL: <https://journals.asm.org/doi/10.1128/mbio.01917-20> (дата обращения: 14.04.2024).

36. Naamala J., Jaiswal S. K., Dakora F. D. Antibiotics resistance in *Rhizobium*: Type, process, mechanism and benefit for agriculture // *Curr Microbiol*. 2016. Vol. 72. No. 6. P. 804–816. doi: 10.1007/s00284-016-1005-0.

37. Сорокина А. И., Якименко М. В., Бегун С. А. Чувствительность штаммов, выделенных из дальневосточных природных популяций ризобий, к антибактериальным препаратам // *Аграрная наука*. 2023. Т. 366. № 1. С. 70–75. doi: 10.32634/0869-8155-2023-366-1-70-75.

38. Potential of rhizobia as plant growth-promoting rhizobacteria / L. K. Vargas, C. G. Volpiano, B. B. Lisboa, et al. // *Microbes for Legume Improvement*. 2017. P. 153–174. doi: 10.1007/978-3-319-59174-2_7.

39. Rhizospheric forest bacteria / N. V. Feoktistova, A. M. Mardanova, G. F. Hadieva, et al. // *Scientist. Zapp. Kazan. UN-Ta. Ser. Natural. science*. 2016. Vol. 158. P. 207–224.

40. Maan P. K., Garcha S., Walia G. S. Prevalence of bacteriocinogenic *Rhizobium* spp. in mungbean (*Vigna radiata*) // *Legume Research*. 2018. Vol. 42. No. 4. P. 557–564. doi: 10.18805/LR-3884.

41. Emerging applications of bacteriocins as antimicrobials, anticancer drugs, and modulators of the gastrointestinal microbiota / C. Cesa-Luna, J. M. Alatorre-Cruz, R. Carreno-Lopez, et al. // *Pol J Microbiol*. 2021. Vol. 70. No. 2. P. 143–159. doi: 10.33073/pjm-2021-020.

42. Bacteriocin-mediated inhibition of some common pathogens by wild and mutant *Lactobacillus* species and in vitro amplification of bacteriocin encoding genes / A. Ahsan, B. Mazhar, M. K. Khan, et al. // *ADMET DMPK*. 2022. Vol. 10. No. 1. P. 75–87. doi: 10.5599/admet.1053.

43. Bacteriocin-like substance inhibits potato soft rot caused by *Erwinia carotovora* / F. Cladera-Olivera, G. R. Caron, A. S. Motta, et al. // *Can J Microbiol*. 2006. Vol. 52. P. 533–539. doi: 10.1139/w05-159.

44. Mourad K., Hafida K. Properties of bacteriocin like substances produced by *Rhizobium* sp. ORN83 and ORN24 strains previously isolated in saline soils of Algeria // *Ecologia mediterranea*. 2009. Vol. 35. No. 1. P. 91–98.

45. Selection and characterization of inhibitor agents (bacteriocin like) produced by rhizobial strains associated to *Medicago* in western Algeria / A. Warda, B.-h. Zoubida, B. Z. Faiza, et al. // *Int J Agric Crop Sci*. 2014. Vol. 7. No. 7. P. 393–401.

46. *Rhizobium etli* USDA9032 engineered to produce a phenazine antibiotic inhibits the growth of fungal pathogens but is impaired in symbiotic performance / H. B. Krishnan, B. R. Kang, H. A. Krishnan, et al. // *Appl Environ Microbiol*. 2007. Vol. 73. No. 1. P. 327–330. doi: 10.1128/AEM.02027-06.

47. *Paraburkholderia sabiae* uses one type VI secretion system (T6SS-1) as a powerful weapon against notorious plant pathogens / S. Hug, B. Heiniger, K. Bolli, et al. // *Microbiol Spectr*. 2023. Vol. 11. No. 4. Article e01622-23. URL: <https://journals.asm.org/doi/10.1128/spectrum.01622-23> (дата обращения: 15.03.2024).

48. Navarro-Monserrat E. D., Taylor C. G. T6SS: A key to *Pseudomonas*'s success in biocontrol? // *Microorganisms*. 2023. Vol. 11. Article 2718. URL: <https://www.mdpi.com/2076-2607/11/11/2718> (дата обращения: 01.02.2024).

49. Functional exploration of the bacterial type VI secretion system in mutualism: *Azorhizobium caulinodans* ORS571-*Sesbania rostrata* as a research model / H. H. Lin, H. M. Huang, M. Yu, et al. // *Mol Plant Microbe Interact*. 2018. Vol. 31. No. 8. P. 856–867. doi: 10.1094/MPMI-01-18-0026-R.

50. Type VI secretion system in pathogenic *Escherichia coli*: Structure, role in virulence, and acquisition / F. Navarro-Garcia, F. Ruiz-Perez, A. Cataldi, et al. // *Front. Microbiol*. 2019. Vol. 10. Article 1965. URL: <https://www.frontiersin.org/journals/microbiology/articles/10.3389/fmicb.2019.01965/full> (дата обращения: 09.06.2024).

51. Clemens D. L., Lee B. Y., Horwitz M. A. The *Francisella* type VI secretion system // *Front Cell Infect Microbiol*. 2018. Vol. 8. Article 121. URL: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC5924787/> (дата обращения: 10.06.2024).

52. The T6SS-dependent effector Re78 of *Rhizobium etli* Mim1 benefits bacterial competition / B. F. S. De Sousa, L. Domingo-Serrano, A. Salinero-Lanzarote, et al. // *Biology*. 2023. Vol. 12. Article 678. URL: <https://www.mdpi.com/2079-7737/12/5/678> (дата обращения: 14.06.2024).

53. Bernal P., Llamas M. A., Filloux A. Type VI secretion systems in plant-associated bacteria // *Environ Microbiol*. 2018. Vol. 20. No. 1. P. 1–15. doi: 10.1111/1462-2920.13956.

54. Yin R., Cheng J., Lin J. The role of the type VI secretion system in the stress resistance of plant-associated bacteria // *Stress Biology*. 2024. Vol. 4. Article 16. URL: <https://link.springer.com/article/10.1007/s44154-024-00151-3> (дата обращения: 19.05.2024).

55. Biofertilizers as substitute to commercial agrochemicals / C. Bhattacharyya, R. Roy, P. Tribedi, et al. // *Agrochemicals detection, treatment and remediation*. Butterworth-Heinemann, 2020. p. 263–290. URL: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/B9780081030172000118#preview-section-abstract> (дата обращения: 19.05.2024). doi: 10.1016/b978-0-08-103017-2.00011-8.

56. Das K., Prasanna R., Saxena A. K. *Rhizobia*: A potential biocontrol agent for soilborne fungal pathogens // *Folia Microbiol (Praha)*. 2017. Vol. 62. No. 5. P. 425–435. doi: 10.1007/s12223-017-0513-z.

57. Rijavec T., Lapanje A. Hydrogen cyanide in the rhizosphere: Not suppressing plant pathogens, but rather regulating availability of phosphate // *Front. Microbiol*. 2016. Vol. 7. Article 1785. URL: <https://www.frontiersin.org/journals/microbiology/articles/10.3389/fmicb.2016.01785/full> (дата обращения: 20.03.2024).

58. Mahmoudi E., Tabatabaei B. E. S., Venturi V. Virulence attenuation of *Pectobacterium carotovorum* using N-acyl-homoserine lactone degrading bacteria isolated from potato rhizosphere // *The Plant Pathology Journal*. 2011. Vol. 27. P. 242–248. doi: 10.5423/PPJ.2011.27.3.242.

59. Strain identification and quorum sensing inhibition characterization of marine-derived *Rhizobium* sp. NAO1 / H. Chang, J. Zhou, X. Zhu, et al. // *Royal Society Open Science*. 2017. Vol. 4. No. 3. Article 170025. URL: <https://royalsocietypublishing.org/doi/abs/10.1098/rsos.170025> (дата обращения: 21.03.2024).

60. Inheritance of rhizobitoxine induced chlorosis in soybean / K. O. Robinson, J. W. Burton, E. W. Taliércio, et al. // *Crop Science*. 2020. Vol. 60. P. 3027–3034. doi: 10.1002/csc.20193.

61. The proportion of soil-borne fungal pathogens increases with elevated organic carbon in agricultural soils / S. Du, P. Trivedi,

- Z. Wei, et al. // *mSystems*. 2022. Vol. 7. No. 2. Article e01337-21. URL: <https://journals.asm.org/doi/10.1128/msystems.01337-21> (дата обращения: 22.03.2024).
62. Advances in the control of phytopathogenic fungi that infect crops through their root system / J. J. R. Coque, J. M. Alvarez-Perez, R. Cobos, et al. // *Adv Appl Microbiol*. 2020. Vol. 111. P. 123–170. doi: 10.1016/bs.aambs.2020.01.003.
63. Ehteshamul-Haque S., Ghaffar A. Use of rhizobia in the control of root rot diseases of sunflower, okra, soybean and mung-bean // *Journal of Phytopathology*. 1993. Vol. 138. No. 2. P. 157–163. doi: 10.1111/j.1439-0434.1993.tb01372.x.
64. Rhizosphere competent *Mesorhizobium loti* MP6 induces root hair curling, inhibits *Sclerotinia sclerotiorum* and enhances growth of Indian mustard (*Brassica campestris*) / S. Chandra, K. Choure, R. C. Dubey, et al. // *Brazilian Journal of Microbiology*. 2007. Vol. 38. No. 1. P. 124–130. doi: 10.1590/s1517-83822007000100026.
65. Tewari S., Sharma S. Rhizobial-metabolite based biocontrol of fusarium wilt in pigeon pea // *Microbial Pathogenesis*. 2020. Vol. 147. Article 104278. URL: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0882401020306446?via%3Dihub> (дата обращения: 20.04.2024).
66. Effect of some *Rhizobium* strains on fenugreek growth and biological control of *sclerotinia* stem rot of fenugreek caused by *Sclerotinia trifoliorum* / I. Hemissi, A. Hachana, M. Sonia, et al. // *Acta Scientific Agriculture*. 2021. Vol. 5. No. 5. P. 37–45. doi: 10.31080/ASAG.2021.05.0982.
67. Mohamed A., Hagaggi N. Biological control of root rot disease and growth promotion in fenugreek (*Trigonella foenum-graecum* L.) mediated by microbial antagonism // *Egyptian Journal of Botany*. 2021. Vol. 61. No. 1. P. 241–253. doi: 10.21608/ejbo.2020.40834.1546.
68. Role of rhizobia in suppressing the root diseases of soybean under soil amendment / G. Parveen, R. Noreen, H. A. Shafique, et al. // *Planta Daninha*. 2019. Vol. 37. Article e019172336. URL: <https://www.scielo.br/pd/a/wG4dVnpvdMxByrCYgkpVLG/?lan=en> (дата обращения: 26.03.2024).
69. Abdel-Lateif K. S., Abd El-Ghany E. M. Characterization of *Rhizobium* isolates as biocontrol agents against *Fusarium solani* and *Macrophomina phaseolina* // *Sabrao Journal of Breeding and Genetics*. 2023. Vol. 55. No. 1. P. 146–155. doi: 10.54910/sabrao2023.55.1.14.
70. *Rhizoctonia solani* affecting micropropagated Garnem (*Prunus amygdalus* x *Prunus persica*) rootstock – characterization and biocontrol with *Rhizobia* / N. Jemai, S. Gargouri, I. Hemissi, et al. // *J Plant Pathol*. 2021. Vol. 103. P. 207–215. doi: 10.1007/s42161-020-00712-1.
71. Efficiency assessment of combinations between *Rhizobium leguminosarum* and *Trichoderma* spp. for controlling of pea (*Pisum sativum* L.) damping-off disease / H. Ketta, N. El-Khateeb, M. Saleh, et al. // *Egypt J. Phytopathol*. 2021. Vol. 49. No. 1. URL: https://ejp.journals.ekb.eg/article_139637.html (дата обращения: 26.03.2024). doi: 10.21608/ejp.2020.43495.1007.
72. Ganesan S., Kuppusamy R. G., Sekar R. Integrated management of stem rot disease (*Sclerotium rolfsii*) of groundnut (*Arachis hypogaea* L.) using *Rhizobium* and *Trichoderma harzianum* (ITCC-4572) // *Turk J Agric For*. 2007. Vol. 31. No. 2. P. 103–108.
73. Interrelationships between *Bacillus* sp. CHEP5 and *Bradyrhizobium* sp. SEMIA6144 in the induced systemic resistance against *Sclerotium rolfsii* and symbiosis on peanut plants / M. S. Figueredo, M. L. Tonelli, T. Taurian, et al. // *J Biosci*. 2014. Vol. 39. No. 5. P. 877–885. doi: 10.1007/s12038-014-9470-8.
74. Co-inoculation with rhizobia and AMF inhibited soybean red crown rot: from field study to plant defense-related gene expression analysis / X. Gao, X. Lu, M. Wu, et al. // *PloS one*. 2012. Vol. 7. No. 3. Article e33977. URL: <https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0033977> (дата обращения: 28.03.2024).
75. *Sinorhizobium Meliloti* can protect *Medicago Truncatula* from infection by *Phoma Medicaginis* / M. Mrabet, E. Abdellatif, K. Zribi, et al. // *Phytopathologia Mediterranea*. 2011. Vol. 50. No. 2. P. 183–191. <http://www.jstor.org/stable/26458692>.
76. Azizpour N., Rouhraz K. Isolation and characterization of rhizosphere bacteria for the biocontrol of the *Ascochyta rabiei* in Iran // *Adv. Plants Agric. Res*. 2016. Vol. 3. P. 121–125. doi: 10.15406/apar.2016.03.00104.
77. *Rhizobia* for biological control of plant diseases / C. G. Volpiano, B. B. Lisboa, C. E. Granada, et al. // *Microbiome in Plant Health and Disease*. Singapore: Springer, 2019. P. 315–336. doi: 10.1007/978-981-13-8495-0_14.
78. Order of microbial succession affects rhizobia-mediated biocontrol efforts against *Phytophthora* root rot / J. M. Plett, J. Solomon, F. Snijders, et al. // *Microbiological Research*. 2021. Vol. 242. Article 126628. URL: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0944510120304961?via%3Dihub> (дата обращения: 01.04.2024).
79. Chao W.-L. Antagonistic activity of *Rhizobium* spp. against beneficial and plant pathogenic fungi // *Letters in Applied Microbiology*. 1990. Vol. 10. No. 5. P. 213–215. doi: 10.1111/j.1472-765x.1990.tb01336.x.
80. Harnessing the biocontrol potential of *Bradyrhizobium japonicum* FCBP-SB-406 to manage charcoal rot of soybean with increased yield response for the development of sustainable agriculture / U. Khalid, Z.-e.-H. Aftab, T. Anjum, et al. // *Microorganisms*. 2024. Vol. 12. Article 304. URL: <https://www.mdpi.com/2076-2607/12/2/304> (дата обращения: 02.04.2024).
81. Schizotrophic *Sclerotinia sclerotiorum*-mediated root and rhizosphere microbiome alterations activate growth and disease resistance in wheat / B. Tian, Z. Qu, M. A. Mehmood, et al. // *Microbiol Spectr*. 2023. Vol. 11. No. 3. Article e00981-23. URL: <https://journals.asm.org/doi/10.1128/spectrum.00981-23> (дата обращения: 03.04.2024).
82. Exploring a rhizobium to fix nitrogen in non-leguminous plants by using a tumor-formation root pathogen / Y. Zhao, L. Gao, Z. Gao, et al. // *Phytopathol Res*. 2022. Vol. 4. Article 48. URL: <https://phytopatholres.biomedcentral.com/articles/10.1186/s42483-022-00154-w> (дата обращения: 04.04.2024).
83. Development of *Mesorhizobium ciceri*-based biofilms and analyses of their antifungal and plant growth promoting activity in chickpea challenged by *Fusarium wilt* / K. Das, M. V. S. Rajawat, A. K. Saxena, et al. // *Indian J Microbiol*. 2017. Vol. 57. No. 1. P. 48–59. doi: 10.1007/s12088-016-0610-8.
84. Huynh T., Navi S. S., Yang X. B. Biocontrol potential of *Bradyrhizobium japonicum* against soybean sudden death syndrome in irrigated and non-irrigated fields // *Fungal diversity, ecology and control management*. Singapore: Springer, 2022. p. 439–454. doi: 10.1007/978-981-16-8877-5_21.
85. Soybean sudden death syndrome causal agent *Fusarium brasiliense* present in Michigan / J. Wang, H. Sang, J. L. Jacobs, et al. // *Plant Dis*. 2019. Vol. 103. No. 6. P. 1234–1243. doi: 10.1094/PDIS-08-18-1332-RE.
86. Temesgen D., Assefa F. Inoculation of native symbiotic effective *Sinorhizobium* spp. enhanced soybean [*Glycine max* (L.) Merr.] grain yield in Ethiopia // *Environ Syst Res*. 2020. Vol. 9. Article 38. URL: <https://environmentalsystemsresearch.springeropen.com/articles/10.1186/s40068-020-00205-1> (дата обращения: 04.04.2024).
87. Anusuya D., Sullia S. B. The antibiotic effect of culture filtrates of some soil fungi on rhizobial growth in cultures // *Plant and Soil*. 1984. Vol. 77. P. 387–390. doi: 10.1007/bf02182942.
88. Induction of resistance in common bean by *Rhizobium leguminosarum* bv. *phaseoli* and decrease of common bacterial blight / E. Osdaghi, M. Shams-Bakhsh, A. Alizadeh, et al. // *Phytopathol Mediterr*. 2011. Vol. 50. No. 1. P. 45–54.
89. «Государственный каталог пестицидов и агрохимикатов по состоянию на 14 мая 2024 г.» URL: <https://mcx.gov.ru/ministry/departments/departament-rastenievodstva-mekhanizatsii-khimizatsii-i-zashchity-rasteniy/industry-information/info-gosudarstvennaya-usluga-po-gosudarstvennoy-registratsii-pestitsidov-i-agrokhimikatov/> (дата обращения: 15.05.2024).

90. Symbiotic effectiveness and bacteriocin production by *Rhizobium leguminosarum* bv. *viceae* isolated from agricultural soils in Spain / B. Rodelas, J. Gonzalez-Lopez, V. Salmeron, et al. // *Applied Soil Ecology*. 1998. Vol. 8. P. 51–60. doi: 10.1016/S0929-1393(97)00066-8.
91. Chattopadhyay P., Banerjee G., Handique P. J. Use of an abscisic acid-producing *Bradyrhizobium japonicum* isolate as biocontrol agent against bacterial wilt disease caused by *Ralstonia solanacearum* // *J Plant Dis Prot.* 2022. Vol. 129. P. 869–879. doi: 10.1007/s41348-022-00604-9.
92. The beneficial endophytic microbes enhanced tobacco defense system to resist bacterial wilt disease / J. Tao, M. Gu, S. Yu, et al. // *Chem. Biol. Technol. Agric.* 2024. Vol. 11. Article 21. URL: <https://chembioagro.springeropen.com/articles/10.1186/s40538-024-00542-8> (дата обращения: 09.04.2024).
93. Rhizobia suppress the root knot nematode and root rotting fungi on mungbean / F. Hafiza, U. Faizah, S. Hafiza, et al. // *Int. J. Biol. Res.* 2017. Vol. 5. No. 2. P. 71–75.
94. Role of mungbean root nodule associated fluorescent *Pseudomonas* and rhizobia in suppressing the root rotting fungi and root knot nematodes in chickpea (*Cicer arietinum* L.) / R. Noreen, A. Shafique, S. E. Haque, et al. // *Pakistan Journal of Botany*. 2016. Vol. 48. No. 5. P. 2139–2145.
95. A farmer friendly and economic IPM strategy to combat root-knot nematodes infesting lentil / R. Rizvi, R. Ali Ansari, G. Zehra, et al. // *Cogent Food & Agriculture*. 2015. Vol. 1. No. 1. Article 1053214. URL: <https://www.tandfonline.com/doi/full/10.1080/23311932.2015.1053214> (дата обращения: 01.02.2024).
96. White root rot disease suppression in rubber plant with microbial co-inoculants and silicon addition / I. Shabbir, M. Y. Abd Samad, R. Othman, et al. // *Rhizosphere*. 2020. Vol. 15. Article 100221. URL: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S2452219820301336> (дата обращения: 26.02.2024).
97. iTRAQ-based proteomic analysis reveals the role of the biological control agent, *Sinorhizobium fredii* strain Sneb183, in enhancing soybean resistance against the soybean cyst nematode / Y. Wang, R. Yang, Y. Feng, et al. // *Front Plant Sci.* 2020. Vol. 11. Article 597819. URL: <https://www.frontiersin.org/journals/plant-science/articles/10.3389/fpls.2020.597819/full> (дата обращения: 26.02.2024).
98. A synthesis of functional contributions of rhizobacteria to growth promotion in diverse crops / S. Brambilla, M. Stritzler, G. Soto, et al. // *Rhizosphere*. 2022. Vol. 24. Article 100611. URL: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S2452219822001410> (дата обращения: 16.02.2024).
99. 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. Vol. 10. Article 1415. URL: <https://www.mdpi.com/2073-4395/10/9/1415> (дата обращения: 18.02.2024).
100. Coinoculation of soybean plants with *Bradyrhizobium japonicum* and *Trichoderma harzianum*: Coexistence of both microbes and relief of nitrate inhibition of nodulation / E. T. Iturralde, M. C. Stocco, A. Faura, et al. // *Biotechnology Reports*. 2020. Vol. 26. Article e00461. URL: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S2215017X19303790> (дата обращения: 19.02.2024).
101. Effects of *Bradyrhizobium* co-inoculated with *Bacillus* and *Paenibacillus* on the structure and functional genes of soybean rhizobacteria community / P. Xing, Y. Zhao, D. Guan, et al. // *Genes*. 2022. Vol. 13. No. 11. Article 1922. URL: <https://www.mdpi.com/2073-4425/13/11/1922> (дата обращения: 21.02.2024).
102. Co-inoculation of *Bradyrhizobium* spp. and *Bacillus* sp. on tarwi (*Lupinus mutabilis* Sweet) in the high Andean region of Peru / M. Monroy-Guerrero, M. Memenza-Zegarra, N. Taco, et al. // *Agronomy*. 2022. Vol. 12. Article 2132. URL: <https://www.mdpi.com/2073-4395/12/9/2132> (дата обращения: 21.05.2024).
103. Microorganisms and biotic interactions / Y. Moenne-Loccoz, P. Mavingui, C. Combes, et al. // *Environmental Microbiology: Fundamentals and Applications* / J. C. Bertrand, P. Caumette, P. Lebaron, et al. Dordrecht: Springer, 2014. P. 395–444. doi: 10.1007/978-94-017-9118-2_11.
104. Xiao K., Kinkel L. L., Samac D. A. Biological control of *Phytophthora* root rots on alfalfa and soybean with *Streptomyces* // *Biological Control*. 2002. Vol. 23. No. 3. P. 285–295. doi: 10.1006/bcon.2001.1015.
105. Microbial seed coating: An attractive tool for sustainable agriculture / A. Paravar, R. Piri, H. Balouchi, et al. // *Biotechnol Rep (Amst)*. 2023. Vol. 37. Article e0078. URL: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S2215017X23000012> (дата обращения: 01.06.2024).
106. Masciarelli O., Llanes A., Luna V. A new PGPR co-inoculated with *Bradyrhizobium japonicum* enhances soybean nodulation // *Microbiological Research*. 2014. Vol. 169. No. 7–8. P. 609–615. doi: 10.1016/j.micres.2013.10.001.
107. Chickpea (*Cicer arietinum* L.) as model legume for decoding the co-existence of *Pseudomonas fluorescens* and *Mesorhizobium* sp. as bio-fertilizer under diverse agro-climatic zones / S. Nagpal, P. Sharma, A. Sirari, et al. // *Microbiol Res.* 2021. Vol. 247. Article 126720. URL: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0944501321000264?via%3Dihub> (дата обращения: 03.06.2024).
108. 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, et al. // *Applied Soil Ecology*. 2022. Vol. 176. Article 104493. URL: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0929139322001093> (дата обращения: 09.06.2024).
109. Dual inoculation of alfalfa (*Medicago sativa* L.) with *Funnelliformis mosseae* and *Sinorhizobium medicae* can reduce Fusarium wilt / X. Wang, T. Ding, Y. Li, et al. // *J Appl Microbiol.* 2020. Vol. 129. P. 665–679. doi: 10.1111/jam.14645.
110. Rosier A. Interactions of the plant growth promoting rhizobacterium *Bacillus subtilis* UD1022 with *Medicago* root microbes. Thesis. Delaware. 2022. 231 p. URL: <https://udspace.udel.edu/handle/19716/32274> (дата обращения: 09.03.2024).
111. Посевные площади Российской Федерации в 2023 году: Федеральная служба государственной статистики. URL: https://rosstat.gov.ru/storage/mediabank/Posev_2023.xlsx (дата обращения: 05.07.2024).
112. Баранов В. Ф., Махонин В. Л. О биологической защите агрофитоценозов сои от вредных организмов // *Масличные культуры. Научно-технический бюллетень Всероссийского научно-исследовательского института масличных культур*. 2014. № 1. С. 152–164.
113. Борзенкова Г. А. Оптимизация технологии предпосевного протравливания и возможность его сочетания с инокуляцией для защиты сои от семенной инфекции // *Зернобобовые и крупяные культуры*. 2014. Т. 9. № 1. С. 22–30.
114. Ростостимулирующая активность клубеньковых бактерий *Rhizobium leguminosarum*, выделенных из бобовых растений Южного Урала / Л. Р. Хакимова, Э. Р. Сербеева, А. М. Лавина и др. // *Вестник ОГУ*. 2017. Т. 209. № 9. С. 96–99.
115. Анализ эффектов совместной инокуляции грибами арбускулярной микоризы и ризобиями на рост и развитие растений гороха *Pisum sativum* L. / И. В. Лепянен, О. Ю. Штарк, О. А. Павлова и др. // *Сельскохозяйственная биология*. 2021. Т. 56. № 3. С. 475–486. doi: 10.15389/agrobiol.2021.3.475rus.
116. Продуктивность бобово-ризобийного комплекса под влиянием ростостимулирующих штаммов микроорганизмов / Л. Ф. Миннебаев, Е. В. Кузина, Г. Ф. Рафикова и др. // *Сельскохозяйственная биология*. 2019. Т. 54. № 3. С. 481–493. doi: 10.15389/agrobiol.2019.3.481rus.
117. Эффективность азотфиксирующего симбиоза гуара (*Cyamopsis tetragonoloba*) со штаммами *Bradyrhizobium*

retamae RCAM05275 и Ensifer aridi RCAM05276 в вегетационном опыте / П. С. Ульянич, А. А. Белимов, И. Г. Кузнецова и др. // Сельскохозяйственная биология. 2022. Т. 57. № 3. С. 555–565. doi: 10.15389/agrobiology.2022.3.555rus.

118. Распространенность способности подавления роста родственных штаммов у ризобий / Ал. Х. Баймиев, А. А. Владимирова, Р. Т. Матниязов и др. // Микробиология. 2023. Т. 92. № 6. С. 625–630. doi: 10.31857/S0026365623600311.

References

1. Ayaz M, Li C-H, Ali Q, et al. Bacterial and fungal biocontrol agents for plant disease protection: Journey from lab to field, current status, challenges, and global perspectives. *Molecules* [Internet]. 2023 [cited 2024 May 30];28: Article 6735. Available from: <https://www.mdpi.com/1420-3049/28/18/6735>.
2. Silva LR, Bento C, Goncalves AC, et al. Legume bioactive compounds: Influence of rhizobial inoculation. *AIMS Microbiol.* 2017;3(2):267–78. doi: 10.3934/microbiol.2017.2.267.
3. O'Callaghan M, Ballard RA, Wright D. Soil microbial inoculants for sustainable agriculture: Limitations and opportunities. *Soil Use and Management.* 2022;38:1340–69. doi: 10.1111/sum.12811.
4. Tonelli ML, Figueredo MS, Rodriguez J, et al. Induced systemic resistance-like responses elicited by rhizobia. *Plant and Soil* [Internet]. 2020 [cited 2024 May 15];448:1–14. Available from: <https://link.springer.com/article/10.1007/s11104-020-04423-5>.
5. Bonaterra A, Badosa E, Daranas N, et al. Bacteria as biological control agents of plant diseases. *Microorganisms* [Internet]. 2022 [cited 2024 Jan 26];10(9): Article 1759. Available from: <https://www.mdpi.com/2076-2607/10/9/1759>.
6. Gopalakrishnan S, Sathya A, Vijayabharathi R, et al. Plant growth promoting rhizobia: challenges and opportunities. *3 Biotech.* 2015;5:355–77. doi: 10.1007/s13205-014-0241-x.
7. Pandit MA, Kumar J, Gulati S, et al. Major biological control strategies for plant pathogens. *Pathogens* [Internet]. 2022 [cited 2024 Feb 11];11(2): Article 273. Available from: <https://www.mdpi.com/2076-0817/11/2/273>.
8. Kohl J, Kolnaar R, Ravensberg WJ. Mode of action of microbial biological control agents against plant diseases: Relevance beyond efficacy. *Front. Plant Sci* [Internet]. 2019 [cited 2024 Mar 15];10: Article 845. Available from: <https://www.frontiersin.org/journals/plant-science/articles/10.3389/fpls.2019.00845/full>.
9. Koul B, Chopra M, Lamba S. Microorganisms as biocontrol agents for sustainable agriculture. *Relationship between microbes and the environment for sustainable ecosystem services.* [place unknown]: Elsevier; 2022. 377 p. doi: 10.1016/B978-0-323-89938-3.00003-7.
10. Tabande L, Naseri B. How strongly is rhizobial nodulation associated with bean cropping system? *Journal of Plant Protection Research.* 2020;60(2):176–84. doi: 10.24425/jppr.2020.133307.
11. Fahde S, Boughribil S, Sijlmassi B, et al. Rhizobia: a promising source of plant growth-promoting molecules and their non-legume interactions: examining applications and mechanisms. *Agriculture* [Internet]. 2023 [cited 2024 Feb 11];13: Article 1279. Available from: <https://www.mdpi.com/2077-0472/13/7/1279>.
12. Kebede E. Competency of rhizobial inoculation in sustainable agricultural production and biocontrol of plant diseases. *Front. Sustain. Food Syst* [Internet]. 2021 [cited 2024 Mar 6];5: Article 728014. Available from: <https://www.frontiersin.org/journals/sustainable-food-systems/articles/10.3389/fsufs.2021.728014/full>.
13. Lahlali R, Ezrari S, Radouane N, et al. Biological control of plant pathogens: A global perspective. *Microorganisms* [Internet]. 2022 [cited 2024 Mar 7];10(3): Article 596. Available from: <https://www.mdpi.com/2076-2607/10/3/596>.
14. Timofeeva AM, Galyamova MR, Sedykh SE. Bacterial siderophores: Classification, biosynthesis, perspectives of use in agriculture. *Plants* [Internet]. 2022 [cited 2024 Mar 22];11(22): Article 3065. Available from: <https://www.mdpi.com/2223-7747/11/22/3065>.
15. Mabrouk Y, Hemissi I, Salem IB, et al. Potential of rhizobia in improving nitrogen fixation and yields of legumes. *Symbiosis. InTech* [Internet]. 2018 [cited 2024 Mar 22]. Available from: <https://www.intechopen.com/chapters/59280>. doi: 10.5772/intechopen.73495.
16. Chen J-Y, Sang H, Chilvers MJ, et al. Characterization of soybean chitinase genes induced by rhizobacteria involved in the defense against *Fusarium oxysporum*. *Front. Plant Sci* [Internet]. 2024 [cited 2024 Apr 25];15: Article 1341181. Available from: <https://www.frontiersin.org/journals/plant-science/articles/10.3389/fpls.2024.1341181/full>.
17. Goyal RK, Habtewold JZ. Evaluation of legume–rhizobial symbiotic interactions beyond nitrogen fixation that help the host survival and diversification in hostile environments. *Microorganisms* [Internet]. 2023 [cited 2024 Feb 21];11: Article 1454. Available from: <https://www.mdpi.com/2076-2607/11/6/1454>.
18. Yu S-F, Wang C-L, Hu Y-F, et al. Biocontrol of three severe diseases in soybean. *Agriculture* [Internet]. 2022 [cited 2024 Feb 23];12(9): Article 1391. Available from: <https://www.mdpi.com/2077-0472/12/9/1391>.
19. Reitz M, Rudolph K, Schroder I, et al. Lipopolysaccharides of *Rhizobium etli* strain G12 act in potato roots as an inducing agent of systemic resistance to infection by the cyst nematode *Globodera pallida*. *Applied and Environmental Microbiology.* 2000;66(8):3515–8. doi: 10.1128/AEM.66.8.3515–3518.2000.
20. Diaz-Valle A, Lopez-Calleja AC, Alvarez-Venegas R. Enhancement of pathogen resistance in common bean plants by inoculation with *Rhizobium etli*. *Front. Plant Sci* [Internet]. 2019 [cited 2024 Mar 7];10: Article 1317. Available from: <https://www.frontiersin.org/journals/plant-science/articles/10.3389/fpls.2019.01317/full>.
21. Jack CN, Wozniak KJ, Porter SS, et al. Rhizobia protect their legume hosts against soil-borne microbial antagonists in a host-genotype-dependent manner. *Rhizosphere.* 2019;9:47–55. doi: 10.1016/j.rhisph.2018.11.005.
22. Lindstrom K, Mousavi SA. Effectiveness of nitrogen fixation in rhizobia. *Microb Biotechnol.* 2020;13(5):1314–35. doi: 10.1111/1751-7915.13517.
23. Maghraoui T, Bechtaoui N, Galiana A, et al. Effect of inoculation by Moroccan rock phosphate-solubilizing rhizobia, versus phosphorus fertilization, on the growth and the phosphorus uptake BY *Vicia faba*. *Pakistan Journal of Agricultural Sciences.* 2016;53:817–26. doi: 10.21162/PAKJAS/16.3461.
24. Li L, Wang Y, Yu C, et al. Seasonal changes in the abundance *Fusarium proliferatum*, microbial endophytes and nutrient levels in the roots of hybrid bamboo *Bambusa pervariabilis* × *Dendrocalamopsis grandis*. *Front. Plant Sci* [Internet]. 2023 [cited 2024 Jan 21];14: Article 1185449. Available from: <https://www.frontiersin.org/journals/plant-science/articles/10.3389/fpls.2023.1185449/full>.
25. Grobelak A, Hiller J. Bacterial siderophores promote plant growth: Screening of catechol and hydroxamate siderophores. *Int J Phytoremediation.* 2017;19(9):825–33. doi: 10.1080/15226514.2017.1290581.
26. Jaiswal SK, Mohammed M, Ibny FYI, et al. Rhizobia as a source of plant growth-promoting molecules: Potential applications and possible operational mechanisms. *Front. Sustain. Food Syst* [Internet]. 2021 [cited 2024 Jan 27];4: Article 619676. Available from: <https://www.frontiersin.org/journals/sustainable-food-systems/articles/10.3389/fsufs.2020.619676/full>.
27. Ashajothi M, Velmurugan S, Kundu A, et al. Hydroxamate siderophores secreted by plant endophytic *Pseudomonas putida* elicit defense against blast disease in rice incited by *Magnaporthe oryzae*. *Lett Appl Microbiol* [Internet]. 2023 [cited 2024 Feb 3];76(12): Article 139. Available from: <https://academic.oup.com/lambio/article-abstract/76/12/ovad139/7471614?redirectedFrom=fulltext>.
28. Kumar H, Bajpai VK, Dubey RC, et al. Wilt disease management and enhancement of growth and yield of *Cajanus cajan* (L) var. Manak by bacterial combinations amended with chemical fertilizer. *Crop Prot.* 2010;29(6):591–8. doi: 10.1016/j.cropro.2010.01.002.
29. Batnini M, Lopez-Gomez M, Palma F, et al. *Sinorhizobium* spp inoculation alleviates the effect of *Fusarium oxysporum* on

- Medicago truncatula* plants by increasing antioxidant capacity and sucrose accumulation. *Applied Soil Ecology* [Internet]. 2020 [cited 2024 Feb 3];150: Article 103458. Available from: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S092913931930486X>.
30. Mir MI, Kumar BK, Gopalakrishnan S, et al. Characterization of rhizobia isolated from leguminous plants and their impact on the growth of ICCV 2 variety of chickpea (*Cicer arietinum* L.). *Heliyon* [Internet]. 2021 [cited 2024 Feb 9];7(11): Article e08321 Available from: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S2405844021024245>.
31. Wang H, Liu R, You MP, et al. Pathogen biocontrol using plant growth-promoting bacteria (PGPR): Role of bacterial diversity. *Microorganisms* [Internet]. 2021 [cited 2024 Feb 11];9(9): Article 1988. Available from: <https://www.mdpi.com/2076-2607/9/9/1988>.
32. Lethbridge BJ, Asenstorfer RE, Bailey LS, et al. Post translational modifications of Trifolitoxin: A blue fluorescent peptide antibiotic. *J Antibiot*. 2022;75:125-35. doi: 10.1038/s41429-021-00497-0.
33. Robleto EA, Borneman J, Triplett EW. Effects of bacterial antibiotic production on rhizosphere microbial communities from a culture-independent perspective. *Appl Environ Microbiol*. 1998;64(12):5020-2. doi: 10.1128/AEM.64.12.5020-5022.1998.
34. Travin DY, Sutormin D, Mergaert P, et al. Complete genome sequences of two *Rhizobium* strains producing azol(in)e-modified antibiotics. *Microbiology Resource Announcements* [Internet]. 2022 [cited 2024 Apr 14];11(11): Article e00722-22. Available from: <https://hal.science/hal-03833088>.
35. Hansen BL, Pessotti RDC, Fischer MS, et al. Cooperation, competition, and specialized metabolism in a simplified root nodule microbiome. *MBio* [Internet]. 2020 [cited 2024 Apr 14];11(4): Article e01917-20. Available from: <https://journals.asm.org/doi/10.1128/mbio.01917-20>.
36. Naamala J, Jaiswal SK, Dakora FD. Antibiotics resistance in *Rhizobium*: Type, process, mechanism and benefit for agriculture. *Curr Microbiol*. 2016;72(6):804-16. doi: 10.1007/s00284-016-1005-0.
37. Sorokina AI, Yakimenko MV, Begun SA. [Sensitivity of strains isolated from Far Eastern natural populations of rhizobia to antibacterial drugs]. *Agrarnaya nauka*. 2023;366(1):70-5. Russian. doi: 10.32634/0869-8155-2023-366-1-70-75.
38. Vargav LK, Volpiano CG, Lisboa BB, et al. Potential of rhizobia as plant growth-promoting rhizobacteria. *Microbes for Legume Improvement*. 2017;153-74. doi: 10.1007/978-3-319-59174-2_7.
39. Feoktistova NV, Mardanov AM, Hadieva GF, et al. Rhizospheric forest bacteria. *Scientist. Zapp. Kazan. UN-Ta. Ser. Natural. science*. 2016;158:207-24.
40. Maan PK, Garcha S, Walia GS. Prevalence of bacteriocinogenic *Rhizobium* spp. in mungbean (*Vigna radiata*). *Legume Research*. 2018;42(4):557-64. doi: 10.18805/LR-3884.
41. Cesa-Luna C, Alatorre-Cruz JM, Carreno-Lopez R, et al. Emerging applications of bacteriocins as antimicrobials, anticancer drugs, and modulators of the gastrointestinal microbiota. *Pol J Microbiol*. 2021;70(2):143-59. doi: 10.33073/pjm-2021-020.
42. Ahsan A, Mazhar B, Khan MK, et al. Bacteriocin-mediated inhibition of some common pathogens by wild and mutant *Lactobacillus* species and in vitro amplification of bacteriocin encoding genes. *ADMET DMPK*. 2022;10(1):75-87. doi: 10.5599/admet.1053.
43. Cladera-Olivera F, Caron GR, Motta AS, et al. Bacteriocin-like substance inhibits potato soft rot caused by *Erwinia carotovora*. *Can J Microbiol*. 2006;52:533-9. doi: 10.1139/w05-159.
44. Mourad K, Hafida K. Properties of bacteriocin like substances produced by *Rhizobium* sp. ORN83 and ORN24 strains previously isolated in saline soils of Algeria. *Ecologia mediterranea*. 2009;35(1):91-8.
45. Warda A, Zoubida B-h, Faiza BZ, et al. Selection and characterization of inhibitor agents (bacteriocin like) produced by rhizobial strains associated to *Medicago* in western Algeria. *Int J Agric Crop Sci*. 2014;7(7):393-401.
46. Krishnan HB, Kang BR, Krishnan HA, et al. *Rhizobium etli* USDA9032 engineered to produce a phenazine antibiotic inhibits the growth of fungal pathogens but is impaired in symbiotic performance. *Appl Environ Microbiol*. 2007;73(1):327-30. doi: 10.1128/AEM.02027-06.
47. Hug S, Heiniger B, Bolli K, et al. *Paraburkholderia sabiae* uses one type VI secretion system (T6SS-1) as a powerful weapon against notorious plant pathogens. *Microbiol Spectr* [Internet]. 2023 [cited 2024 Mar 15];11(4): Article e01622-23. Available from: <https://journals.asm.org/doi/10.1128/spectrum.01622-23>.
48. Navarro-Monserrat ED, Taylor CG. T6SS: A key to *Pseudomonas*'s success in biocontrol? *Microorganisms* [Internet]. 2023 [cited 2024 Feb 1];11: Article 2718. Available from: <https://www.mdpi.com/2076-2607/11/11/>.
49. Lin HH, Huang HM, Yu M, et al. Functional exploration of the bacterial type VI secretion system in mutualism: *Azorhizobium caulinodans* ORS571-*Sesbania rostrata* as a research model. *Mol Plant Microbe Interact*. 2018;31(8):856-67. doi: 10.1094/MPMI-01-18-0026-R.
50. Navarro-Garcia F, Ruiz-Perez F, Cataldi A, et al. Type VI secretion system in pathogenic *Escherichia coli*: Structure, role in virulence, and acquisition. *Front. Microbiol* [Internet]. 2019 [cited 2024 Jun 9];10: Article 1965. Available from: <https://www.frontiersin.org/journals/microbiology/articles/10.3389/fmicb.2019.01965/full>.
51. Clemens DL, Lee BY, Horwitz MA. The *Francisella* type VI secretion system. *Front Cell Infect Microbiol* [Internet]. 2018 [cited 2024 Jun 10];8: Article 121. Available from: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC5924787/>.
52. De Sousa BFS, Domingo-Serrano L, Salinero-Lanzarote A, et al. The T6SS-dependent effector Re78 of *Rhizobium etli* Mim1 benefits bacterial competition. *Biology* [Internet]. 2023 [cited 2024 Jun 14];12: Article 678. Available from: <https://www.mdpi.com/2079-7737/12/5/678>.
53. Bernal P, Llamas MA, Filloux A. Type VI secretion systems in plant-associated bacteria. *Environ Microbiol*. 2018;20(1):1-15. doi: 10.1111/1462-2920.13956.
54. Yin R, Cheng J, Lin J. The role of the type VI secretion system in the stress resistance of plant-associated bacteria. *Stress Biology* [Internet]. 2024 [cited 2024 May 19];4: Article 16. Available from: <https://link.springer.com/article/10.1007/s44154-024-00151-3>.
55. Bhattacharyya C, Roy R, Tribedi P, et al. Biofertilizers as substitute to commercial agrochemicals. In: *Agrochemicals detection, treatment and remediation* [Internet]. [place unknown]: Butterworth-Heinemann; 2020 [cited 2024 May 19]. p. 263-90. Available from: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/B9780081030172000118#preview-section-abstract>. doi: 10.1016/b978-0-08-103017-2.00011-8.
56. Das K, Prasanna R, Saxena AK. Rhizobia: A potential biocontrol agent for soilborne fungal pathogens. *Folia Microbiol (Praha)*. 2017;62(5):425-35. doi: 10.1007/s12223-017-0513-z.
57. Rijavec T, Lapanje A. Hydrogen cyanide in the rhizosphere: Not suppressing plant pathogens, but rather regulating availability of phosphate. *Front. Microbiol* [Internet]. 2016 [cited 2024 Mar 20];7: Article 1785. Available from: <https://www.frontiersin.org/journals/microbiology/articles/10.3389/fmicb.2016.01785/full>.
58. Mahmoudi E, Tabatabaei BES, Venturi V. Virulence attenuation of *Pectobacterium carotovorum* using N-acyl-homoserine lactone degrading bacteria isolated from potato rhizosphere. *The Plant Pathology Journal*. 2011;27:242-8. doi: 10.5423/PPJ.2011.27.3.242.
59. Chang H, Zhou J, Zhu X, et al. Strain identification and quorum sensing inhibition characterization of marine-derived *Rhizobium* sp. NAO1. *Royal Society Open Science* [Internet]. 2017 [2024 Mar 21];4(3): Article 170025. Available from: <https://royalsocietypublishing.org/doi/abs/10.1098/rsos.170025>.
60. Robinson KO, Burton JW, Taliencio EW, et al. Inheritance of rhizobitoxine induced chlorosis in soybean. *Crop Science*. 2020;60:3027-34. doi: 10.1002/csc2.20193.

61. Du S, Trivedi P, Wei Z, et al. The proportion of soil-borne fungal pathogens increases with elevated organic carbon in agricultural soils. *mSystems* [Internet]. 2022 [cited 2024 Mar 22];7(2): Article e01337-21. Available from: <https://journals.asm.org/doi/10.1128/msystems.01337-21>.
62. Coque JJR, Alvarez-Perez JM, Cobos R, et al. Advances in the control of phytopathogenic fungi that infect crops through their root system. *Adv Appl Microbiol*. 2020;111:123-70. doi: 10.1016/bs.aambs.2020.01.003.
63. Ehteshamul-Haque S, Ghaffar A. Use of rhizobia in the control of root rot diseases of sunflower, okra, soybean and mungbean. *Journal of Phytopathology*. 1993;138(2):157-63. doi: 10.1111/j.1439-0434.1993.tb01372.x.
64. Chandra S, Choure K, Dubey RC, et al. Rhizosphere competent *Mesorhizobium loti* MP6 induces root hair curling, inhibits *Sclerotinia sclerotiorum* and enhances growth of Indian mustard (*Brassica campestris*). *Brazilian Journal of Microbiology*. 2007;38(1):124-30. doi: 10.1590/s1517-83822007000100026.
65. Tewari S, Sharma S. Rhizobial-metabolite based biocontrol of fusarium wilt in pigeon pea. *Microbial Pathogenesis* [Internet]. 2020 [cited 2024 Apr 20];147: Article 104278. Available from: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0882401020306446?via%3Dihub>.
66. Hemissi I, Hachana A, Sonia M, et al. Effect of some *Rhizobium* strains on fenugreek growth and biological control of *sclerotinia* stem rot of fenugreek caused by *Sclerotinia trifoliorum*. *Acta Scientific Agriculture*. 2021;5(5):37-45. doi: 10.31080/ASAG.2021.05.0982.
67. Mohamed A, Hagaggi N. Biological control of root rot disease and growth promotion in fenugreek (*Trigonella foenum-graecum* L.) mediated by microbial antagonism. *Egyptian Journal of Botany*. 2021;61(1):241-53. doi: 10.21608/ejbo.2020.40834.1546.
68. Parveen G, Noreen R, Shafique HA, et al. Role of rhizobia in suppressing the root diseases of soybean under soil amendment. *Planta Daninha* [Internet]. 2019 [cited 2024 Mar 26];37: Article e019172336. Available from: <https://www.scielo.br/j/pda/wG4dVnpvdMxBYrrCygkpVLG/?lang=en>.
69. Abdel-Lateif KS, Abd El-Ghany EM. Characterization of *Rhizobium* isolates as biocontrol agents against *Fusarium solani* and *Macrophomina phaseolina*. *Sabrao Journal of Breeding and Genetics*. 2023;55(1):146-55. doi: 10.54910/sabrao2023.55.1.14.
70. Jemai N, Gargouri S, Hemissi I, et al. *Rhizoctonia solani* affecting micropropagated Garnem (*Prunus amygdalus* x *Prunus persica*) rootstock – characterization and biocontrol with *Rhizobia*. *J Plant Pathol*. 2021;103:207-15. doi: 10.1007/s42161-020-00712-1.
71. Ketta H, El-Khateeb N, Saleh M, et al. Efficiency assessment of combinations between *Rhizobium leguminosarum* and *Trichoderma* spp. for controlling of pea (*Pisum sativum* L.) damping-off disease. *Egypt J. Phytopathol* [Internet]. 2021 [cited 2024 Mar 26];49(1). Available from: https://ejp.journals.ekb.eg/article_139637.html. doi: 10.21608/ejp.2020.43495.1007.
72. Ganesan S, Kuppusamy RG, Sekar R. Integrated management of stem rot disease (*Sclerotium rolfsii*) of groundnut (*Arachis hypogaea* L.) using *Rhizobium* and *Trichoderma harzianum* (ITCC-4572). *Turk J Agric For*. 2007;31(2):103-8.
73. Figueredo MS, Tonelli ML, Taurian T, et al. Interrelationships between *Bacillus* sp. CHP5 and *Bradyrhizobium* sp. SEMIA6144 in the induced systemic resistance against *Sclerotium rolfsii* and symbiosis on peanut plants. *J Biosci*. 2014;39(5):877-85. doi: 10.1007/s12038-014-9470-8.
74. Gao X, Lu X, Wu M, et al. Co-inoculation with rhizobia and AMF inhibited soybean red crown rot: from field study to plant defense-related gene expression analysis. *PLoS one* [Internet]. 2012 [cited 2024 Mar 28];7(3): Article e33977. Available from: <https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0033977>.
75. Mrabet M, Abdellatif E, Zribi K, et al. *Sinorhizobium meliloti* can protect *Medicago truncatula* from infection by *Phoma medicaginis*. *Phytopathologia Mediterranea*. 2011;50(2):183-91. <http://www.jstor.org/stable/26458692>.
76. Azizpour N, Rouhrazzi K. Isolation and characterization of rhizosphere bacteria for the biocontrol of the *Ascochyta rabiei* in Iran. *Adv. Plants Agric. Res*. 2016;3:121-5. doi: 10.15406/apar.2016.03.00104.
77. Volpiano CG, Lisboa BB, Granada CE, et al. Rhizobia for biological control of plant diseases. In: *Microbiome in Plant Health and Disease*. Singapore: Springer; 2019. p. 315-36. doi: 10.1007/978-981-13-8495-0_14.
78. Plett JM, Solomon J, Snijders F, et al. Order of microbial succession affects rhizobia-mediated biocontrol efforts against *Phytophthora* root rot. *Microbiological Research* [Internet]. 2021 [cited 2024 Apr 1];242: Article 126628. Available from: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0944501320304961?via%3Dihub>.
79. Chao W-L. Antagonistic activity of *Rhizobium* spp. against beneficial and plant pathogenic fungi. *Letters in Applied Microbiology*. 1990;10(5):213-5. doi: 10.1111/j.1472-765x.1990.tb01336.x.
80. Khalid U, Aftab Z-e-H, Anjum T, et al. Harnessing the biocontrol potential of *Bradyrhizobium japonicum* FCBP-SB-406 to manage charcoal rot of soybean with increased yield response for the development of sustainable agriculture. *Microorganisms* [Internet]. 2024 [cited 2024 Apr 2];12: Article 304. Available from: <https://www.mdpi.com/2076-2607/12/2/304>.
81. Tian B, Qu Z, Mehmood MA, et al. Schizotrophic *Sclerotinia sclerotiorum*-mediated root and rhizosphere microbiome alterations activate growth and disease resistance in wheat. *Microbiol Spectr* [Internet]. 2023 [cited 2024 Apr 3];11(3): Article e00981-23. Available from: <https://journals.asm.org/doi/10.1128/spectrum.00981-23>.
82. Zhao Y, Gao L, Gao Z, et al. Exploring a rhizobium to fix nitrogen in non-leguminous plants by using a tumor-formation root pathogen. *Phytopathol Res* [Internet]. 2022 [cited 2024 Apr 4];4: Article 48. Available from: <https://phytopatholres.biomedcentral.com/articles/10.1186/s42483-022-00154-w>.
83. Das K, Rajawat MVS, Saxena AK, et al. Development of *Mesorhizobium ciceri*-based biofilms and analyses of their antifungal and plant growth promoting activity in chickpea challenged by *Fusarium* wilt. *Indian J Microbiol*. 2017;57(1):48-59. doi: 10.1007/s12088-016-0610-8.
84. Huynh T, Navi SS, Yang XB. Biocontrol potential of *Bradyrhizobium japonicum* against soybean sudden death syndrome in irrigated and non-irrigated fields. In: *Fungal diversity, ecology and control management*. Singapore: Springer; 2022. p. 439-54. doi: 10.1007/978-981-16-8877-5_21.
85. Wang J, Sang H, Jacobs JL, et al. Soybean sudden death syndrome causal agent *Fusarium brasiliense* present in Michigan. *Plant Dis*. 2019;103(6):1234-43. doi: 10.1094/PDIS-08-18-1332-RE.
86. Temesgen D, Assefa F. Inoculation of native symbiotic effective *Sinorhizobium* spp. enhanced soybean [*Glycine max* (L.) Merr.] grain yield in Ethiopia. *Environ Syst Res* [Internet]. 2020 [cited 2024 Apr 4];9: Article 38. Available from: <https://environmental-systemsresearch.springeropen.com/articles/10.1186/s40068-020-00205-1>.
87. Anusuya D, Sullia SB. The antibiotic effect of culture filtrates of some soil fungi on rhizobial growth in cultures. *Plant and Soil*. 1984;77:387-90. doi: 10.1007/bf02182942.
88. Osdaghi E, Shams-Bakhsh M, Alizadeh A, et al. Induction of resistance in common bean by *Rhizobium leguminosarum* bv. phaseoli and decrease of common bacterial blight. *Phytopathol Mediterr*. 2011;50(1):45-54.
89. Ministry of Agriculture of the Russian Federation [Internet]. Moscow: Ministry of Agriculture of the Russian Federation; 2024. Gosudarstvennyi katalog pestitsidov i agrokhimikatov po sostoyaniyu na 14 maya 2024 g. [State Catalog of Pesticides and Agrochemicals as of May 14, 2024]; 2024 [cited 2024 May 15]; [about 1 screen]. Available from: <https://mcx.gov.ru/ministry/departments/departament-rastenievodstva-mekhanizatsii-khimizatsii-i-zashchity-rasteniy/industry-information/info-gosudarstvennaya-usluga-pogosudarstvennoy-registratsii-pestitsidov-i-agrokhimikatov/>. Russian.
90. Rodelas B, Gonzalez-Lopez J, Salmeron V, et al. Symbiotic effectiveness and bacteriocin production by *Rhizobium leguminosarum*

- sarum bv. viceae isolated from agricultural soils in Spain. *Applied Soil Ecology*. 1998;8:51-60. doi: 10.1016/s0929-1393(97)00066-8.
91. Chattopadhyay P, Banerjee G, Handique PJ. Use of an abscisic acid-producing *Bradyrhizobium japonicum* isolate as bio-control agent against bacterial wilt disease caused by *Ralstonia solanacearum*. *J Plant Dis Prot*. 2022;129:869-79. doi: 10.1007/s41348-022-00604-9.
92. Tao J, Gu M, Yu S, et al. The beneficial endophytic microbes enhanced tobacco defense system to resist bacterial wilt disease. *Chem. Biol. Technol. Agric [Internet]*. 2024 [cited 2024 Apr 9];11: Article 21. Available from: <https://chembioagro.springeropen.com/articles/10.1186/s40538-024-00542-8>.
93. Hafiza F, Faizah U, Hafiza S, et al. Rhizobia suppress the root knot nematode and root rotting fungi on mungbean. *Int. J. Biol. Res*. 2017;5(2):71-5.
94. Noreen R, Shafique A, Haque SE, et al. Role of mungbean root nodule associated fluorescent *Pseudomonas* and rhizobia in suppressing the root rotting fungi and root knot nematodes in chickpea (*Cicer arietinum* L.). *Pakistan Journal of Botany*. 2016;48(5):2139-45.
95. Rizvi R, Ali Ansari R, Zehra G, et al. A farmer friendly and economic IPM strategy to combat root-knot nematodes infesting lentil. *Cogent Food & Agriculture [Internet]*. 2015 [cited 2024 Feb 1];1(1): Article 1053214. Available from: <https://www.tandfonline.com/doi/full/10.1080/23311932.2015.1053214>.
96. Shabbir I, Abd Samad MY, Othman R, et al. White root rot disease suppression in rubber plant with microbial co-inoculants and silicon addition. *Rhizosphere [Internet]*. 2020 [cited 2024 Feb 26];15: Article 100221. Available from: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S2452219820301336>.
97. Wang Y, Yang R, Feng Y, et al. iTRAQ-based proteomic analysis reveals the role of the biological control agent, *Sinorhizobium fredii* strain Sneb183, in enhancing soybean resistance against the soybean cyst nematode. *Front Plant Sci [Internet]*. 2020 [cited 2024 Feb 26];11: Article 597819. Available from: <https://www.frontiersin.org/journals/plant-science/articles/10.3389/fpls.2020.597819/full>.
98. Brambilla S, Stritzler M, Soto G, et al. A synthesis of functional contributions of rhizobacteria to growth promotion in diverse crops. *Rhizosphere [Internet]*. 2022 [cited 2024 Feb 16];24: Article 100611. Available from: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S2452219822001410>.
99. Neelipally RTKR, Anoruo AO, Nelson S. Effect of co-inoculation of *Bradyrhizobium* and *Trichoderma* on growth, development, and yield of *Arachis hypogaea* L. (peanut). *Agronomy*. 2020;10: Article 1415. Available from: <https://www.mdpi.com/2073-4395/10/9/1415>.
100. Iturralde ET, Stocco MC, Faura A, et al. Coinoculation of soybean plants with *Bradyrhizobium japonicum* and *Trichoderma harzianum*: Coexistence of both microbes and relief of nitrate inhibition of nodulation. *Biotechnology Reports [Internet]*. 2020 [cited 2024 Feb 19];26: Article e00461. Available from: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S2215017X19303790>.
101. Xing P, Zhao Y, Guan D, et al. Effects of *Bradyrhizobium* co-inoculated with *Bacillus* and *Paenibacillus* on the structure and functional genes of soybean rhizobacteria community. *Genes [Internet]*. 2022 [cited 2024 Feb 21];13(11): Article 1922. Available from: <https://www.mdpi.com/2073-4425/13/11/1922>.
102. Monroy-Guerrero M, Memenza-Zegarra M, Taco N, et al. Co-inoculation of *Bradyrhizobium* spp. and *Bacillus* sp. on tarwi (*Lupinus mutabilis* Sweet) in the high Andean region of Peru. *Agronomy [Internet]*. 2022 [cited 2024 May 21];12: Article 2132. Available from: <https://www.mdpi.com/2073-4395/12/9/2132>.
103. Moenne-Loccoz Y, Mavingui P, Combes C, et al. Microorganisms and biotic interactions. In: Bertrand JC, Caumette P, Lebaron P, et al., editors. *Environmental Microbiology: Fundamentals and Applications*. Dordrecht: Springer; 2014. p. 395-444. doi: 10.1007/978-94-017-9118-2_11.
104. Xiao K, Kinkel LL, Samac DA. Biological control of *Phytophthora* root rots on alfalfa and soybean with *Streptomyces*. *Biological Control*. 2002;23(3):285-95. doi: 10.1006/bcon.2001.1015.
105. Paravar A, Piri R, Balouchi H, et al. Microbial seed coating: An attractive tool for sustainable agriculture. *Biotechnol Rep (Amst) [Internet]*. 2023 [cited 2024 Jun 1];37: Article e0078. Available from: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S2215017X23000012>.
106. Masciarelli O, Llanes A, Luna V. A new PGPR co-inoculated with *Bradyrhizobium japonicum* enhances soybean nodulation. *Microbiological Research*. 2014;169(7-8):609-15. doi: 10.1016/j.micres.2013.10.001.
107. Nagpal S, Sharma P, Sirari A, et al. Chickpea (*Cicer arietinum* L.) as model legume for decoding the co-existence of *Pseudomonas fluorescens* and *Mesorhizobium* sp. as bio-fertilizer under diverse agro-climatic zones. *Microbiol Res [Internet]*. 2021 [cited 2024 Jun 3];247: Article 126720. Available from: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0944501321000264?via%3Dihub>.
108. Barbosa JZ, Hungria M, Prior SA, et al. Improving yield and health of legume crops via co-inoculation with rhizobia and *Trichoderma*: A global meta-analysis. *Applied Soil Ecology [Internet]*. 2022 [cited 2024 Jun 9];176: Article 104493. Available from: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0929139322001093>.
109. Wang X, Ding T, Li Y, et al. Dual inoculation of alfalfa (*Medicago sativa* L.) with *Funnelliformis mosseae* and *Sinorhizobium medicae* can reduce *Fusarium* wilt. *J Appl Microbiol*. 2020;129:665-79. doi: 10.1111/jam.14645.
110. Rosier A. Interactions of the plant growth promoting rhizobacterium *Bacillus subtilis* UD1022 with *Medicago* root microbes [doctor's thesis] [Internet]. Delaware: University of Delaware; 2022 [cited 2024 Mar 9]. 231 p. Available from: <https://udspace.udel.edu/handle/19716/32274>.
111. Federal State Statistics Service [Internet]; 2024. [Cultivated areas of the Russian Federation in 2023]; 2024 [cited 2024 Jul 5]. Available from: https://rosstat.gov.ru/storage/mediabank/Posev_2023.xlsx. Russian.
112. Baranov VF, Makhonin VL. [On biological protection of soybean agrophytocenoses from harmful organisms]. *Maslichnye kul'tury. Nauchno-tehnicheskii byulleten' Vserossiiskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta maslichnykh kul'tur*. 2014;(1):152-64. Russian.
113. Borzenkova GA. [Optimization of pre-sowing treatment technology and the possibility of its combination with inoculation to protect soybeans from seed infection]. *Zernobobovye i krupyanye kul'tury*. 2014;9(1):22-30. Russian.
114. Khakimova LR, Serbaeva ER, Lavina AM, et al. [Growth-promoting activity of nodule bacteria *Rhizobium leguminosarum* isolated from leguminous plants of the Southern Urals]. *Vestnik OGU*. 2017;209(9):96-9. Russian.
115. Leppyanen IV, Shtark OYu, Pavlova OA, et al. [Analysis of the effects of combined inoculation with arbuscular mycorrhiza fungi and rhizobia on the growth and development of pea *Pisum sativum* L. plants.]. *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya*. 2021;56(3):475-86. Russian. doi: 10.15389/agrobiol.2021.3.475rus.
116. Minnebaev LF, Kuzina EV, Rafikova GF, et al. [Productivity of legume-rhizobial complex under the influence of growth-stimulating strains of microorganisms]. *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya*. 2019;54(3):481-93. Russian. doi: 10.15389/agrobiol.2019.3.481rus.
117. Ul'yanich PS, Belimov AA, Kuznetsova IG, et al. [Efficiency of nitrogen-fixing symbiosis of guar (*Cyamopsis tetragonoloba*) with *Bradyrhizobium retamae* RCAM05275 and *Ensifer aridi* RCAM05276 strains in a vegetative experiment]. *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya*. 2022;57(3):555-65. Russian. doi: 10.15389/agrobiol.2022.3.555rus.
118. Baimiev AIKh, Vladimirova AA, Matriyazov RT, et al. [Prevalence of the growth inhibition capacity of related strains in rhizobia]. *Mikrobiologiya*. 2023;92(6):625-30. Russian. doi: 10.31857/S0026365623600311.

Поступила в редакцию 16.05.2024 После доработки 22.06.2024 Принята к публикации 09.07.2024