

МІКРОМІЦЕТИ КОРЕНЕВОЇ ЗОНИ РОСЛИН СОЇ КУЛЬТУРНОЇ ТА ЇХНЯ ФУНКЦІОНАЛЬНА ДІЯ НА РОСЛИНИ

Є. П. Копилов¹, О. О. Шаховніна¹, О. В. Надкернична¹,
Т. П. Новікова², В. В. Тарасов¹

¹Інститут сільськогосподарської мікробіології та агропромислового виробництва НААН
вул. Шевченка, 97; м. Чернігів, 14030, Україна; e-mail: helenshah@ukr.net

²Уманський державний педагогічний університет імені Павла Тичини
вул. Садова, 2; м. Умань, Черкаська обл., 20300, Україна; e-mail: seminukt@gmail.com

Мета. Охарактеризувати грибний ценоз кореневої зони рослин сої культурної та дослідити функціональну дію виділених мікроміцетів на рослини. **Методи.** Мікоценоз різних сфер кореневої зони рослин сої досліджували за умов польових дослідів на дерново-середньопідзолистому пилувато-супіщаному ґрунті. Відбір ґрунтових зразків, виділення, облік і культивування грибів здійснювали за загальноприйнятими методиками. Визначення чисельності мікроміцетів міжрядь і ризосфери сої здійснювали за методом ґрунтових розведень Ваксмана. Для вилучення мікобіоти ризоплани застосовували метод змиву з поверхні коренів сої з наступним розведенням і глибинним посівом у живильне середовище. Ендофіти виділяли із тканин здорових неуразжених коренів сої після їх поверхневої стерилізації спиртом (96 %) упродовж 1,5 хв. Культурально-морфологічні ознаки грибів вивчали на сушловому агарі, агаризованому середовищі Чапека та картопляно-глюкозному агарі. Їхню ідентифікацію проводили за відповідними для конкретної систематичної групи мікроміцетів визначниками. Функціональну дію мікроміцетів на рослини оцінювали за допомогою біотестів на проростках кукурудзи. **Результати.** Мікоценоз дерново-підзолистого ґрунту формували мікроміцети родів *Acremonium* Link, *Alternaria* Nees, *Cladosporium* Corda, *Fusarium* Link:Fr, *Gliocladium* Corda, *Mortierella* Coem, *Mucor* Mich, *Penicillium* Link:Fr, *Rhizopus* Ehrenb, *Trichoderma* Hers, серед яких найбільш поширеними були мікроміцети роду *Penicillium* (28,05 ± 3,13 тис. КУО на 1 г сухого ґрунту). За впливу кореневих ексудатів загальна кількість грибів ризосферного ґрунту сої збільшилася втричі й становила 212,30 ± 16,73 тис. КУО на 1 г сухого ґрунту, у ризосфері переважали гриби роду *Fusarium* (152,63 ± 13,27 тис. КУО на 1 г сухого ґрунту). Мікоценоз ризоплани рослин сої був якісно і кількісно збіднений, як порівняти з ризосферою, і складався переважно з представників родів *Fusarium* (10,18 ± 3,93 тис. КУО на 1 г сухих коренів) і *Gliocladium* (6,88 ± 1,20 тис. КУО на 1 г сухих коренів). Ендофітну мікобіоту сої формували мікроміцети родів *Penicillium* (44 %), *Chaetomium* (21 %), *Fusarium* (21 %), *Verticillium* (7 %), *Phoma* (7 %). Виділені з кореневої зони рослин сої мікроміцети різнилися за функціональною дією на рослини. Найбільша частка досліджуваних грибів (61 %) є продуцентами рістстимулювальних речовин різної природи, 18 % штамів характеризуються фітотоксичною дією на рослини, 21 % виражено не діють на рослини. **Висновки.** Охарактеризовано грибний ценоз кореневої зони сої культурної, досліджено функціональну дію виділених мікроміцетів на рослини.

Ключові слова: мікоценоз, мікроміцети, соя культурна, міжряддя, ризосферний ґрунт, ризоплана, гриби-ендофіти.

Вступ. Ґрунтові гриби відіграють визначальну роль у природі. Завдяки здатності продукувати біологічно активні сполуки, такі як амінокислоти, білки, пептиди, цукри, органічні кислоти та ін. вони створюють певне середовище в мікробіоценозах. Внаслідок

цього можуть складатися сприятливі умови для розвитку одних організмів і, навпаки, негативні для розвитку інших. Крім того, гриби вступають у різноманітні відносини з рослинами, що можуть мати як антагоністичний і паразитичний, так і симбіотичний характер, адже генетичні й біохімічні системи ґрунтових грибів функціонально пов'язані з аналогічними системами рослини, з якими вони взаємодіють. Дослідження ролі грибів у житті рослин і рослинно-мікробних взаємодіях починається з характеристики грибного ценозу певної сільськогосподарської культури, що є передумовою одержання активних штамів грибів, здатних до ефективної взаємодії з рослинами.

Аналіз останніх досліджень та публікацій. Соя (*Glycine max* (L.) Merr.) є однією з найбільш поширених і перспективних бобових культур, яка вирощується в усьому світі за різних кліматичних умов. Завдяки високому вмісту білків та ліпідів у зерні та здатності до симбіотичної азотфіксації соя відіграє незаперечну роль у підтриманні глобальної продовольчої безпеки й сталості сільськогосподарства [1].

Поряд з бульбочковими бактеріями, які забезпечують біологічну фіксацію азоту, та вільноіснуючими бактеріями, що заселяють кореневу зону сої, у ризосфері й ризоплані рослин активно розвиваються ґрунтові гриби різних видів. У роботах вітчизняних і зарубіжних дослідників показано, що родовий склад та різноманіття комплексу мікроміцетів кореневої зони сої залежить від багатьох чинників: ґрунтового-кліматичних умов, фази розвитку рослин, внесення мінеральних добрив, передпосівної інокуляції насіння бульбочковими бактеріями [2–4]. Згідно з даними українських дослідників, за вирощування сої на чорноземі вилугуваному (умови південно-східної України) комплекс типових видів формували мікроміцети родів *Acremonium* Link, *Alternaria* Nees, *Aspergillus* Micheli, *Botrytis* Micheli, *Cladosporium* Corda, *Fusarium* Link:Fr, *Gliocladium* Cda, *Penicillium* Link:Fr., *Trichoderma* Hers., *Mucor* Mich, *Rhizopus* Ehrenb, *Verticillium* Nees ex Wallroth [2]. Результати досліджень науковців Хейлунцзянського університету (Китай) свідчать, що за беззмінного вирощування сої домінантними у ризосфері ставали фітопатогенні роди грибів *Thanatephorus* (телеоморф *Rhizoctonia*),

Fusarium та *Alternaria* [3].

Останніми десятиріччями значна увага дослідників зосереджена на вивченні різних аспектів явища ендofітії ґрунтових сапротрофних грибів. Згідно із сучасними уявленнями, ендofітні гриби — це філогенетично різноманітна група мікроміцетів, які упродовж певного часу безсимптомно колонізують рослинні тканини й перебувають у сапротрофній, коменсальній або мутуалістичній взаємодії з рослиною-господарем [5]. Ендofіти можуть забезпечувати низку переваг для рослин, а саме: продукувати рістрегуляторні речовини або індукувати утворення фітогормонів рослинами, стимулюючи накопичення надземної біомаси і маси коренів макросимбіонтом [6; 7], підвищувати кількість та доступність елементів мінерального живлення, що надходять до рослини [6; 8], активізувати процес фотосинтезу [9], індукувати стійкість рослин до хвороб [10; 11], шкідників [12], абіотичного стресу [13–15]. Перспективні для сільськогосподарства штами грибів-ендofітів сої культурної ізолюють з поверхнево стерилізованого насіння, листків, стебел, а найчастіше — коренів рослин сої різних сортів [11; 16–19]. Як свідчать дані літератури, найбільш описаними ендofітами сої є представники родів *Fusarium* Link:Fr, *Alternaria* Nees, *Aspergillus* Micheli, *Penicillium* Link:Fr., *Trichoderma* Hers, *Chaetomium* Kunze [11; 13; 17–20].

Як негативний, так і позитивний вплив ґрунтових сапротрофних грибів на розвиток рослин значною мірою забезпечується за рахунок їхньої здатності продукувати вторинні метаболіти різної хімічної природи. Фітотоксичні вторинні метаболіти мікроміцетів — це сполуки, що продукуються насамперед фітопатогенами сільськогосподарських культур і завдають значних економічних втрат [21]. Фітотоксини відіграють важливу роль у розвитку таких симптомів хвороби, як плямистість листя, в'янення, хлороз, некроз, а також пригнічення росту рослин [22; 23]. Вони суттєво відрізняються за хімічною будовою, фітотоксичною активністю та механізмом дії на рослини. Найчастіше джерелом виділення фітотоксинів є представники родів *Alternaria*, *Botrytis*, *Colletotrichum*, *Fusarium*, *Helminthosporium* і *Phoma* [24]. Специфічні фітотоксини впливають тільки на рослини певних видів і мають важливе значення для

патогенезу хвороб, збудниками яких є гриби-продуценти цих фітотоксинів [25]. Переважно це представники родів *Alternaria*, *Colletotrichum* та *Helminthosporium* [26; 27]. Неспецифічні фітотоксини мають більш широкий спектр дії, викликаючи симптоми у багатьох видів рослин [28]. Фітотоксини грибів належать до таких класів органічних речовин, як полікетиди, феноли і фенольні кислоти, терпеноїди та азотовмісні метаболіти [24].

Роль грибів в утворенні рістрегулювальних речовин, які сприяють росту й розвитку рослин, важлива й різноманітна. Фітогормони беруть участь у координації різних фізіологічних процесів у рослин, регулюють стан спокою й проростання насіння, впливають на утворення коренів, цвітіння та дозрівання плодів [29; 30]. Вони підвищують резистентність рослин до несприятливих факторів навколишнього середовища, індукують або, навпаки, пригнічують експресію генів і біосинтез деяких ферментів, пігментів і метаболітів [29]. Серед стимуляторів росту рослин традиційно виділяють п'ять груп речовин: ауксини, гібереліни, цитокініни, етилен та абсцизову кислоту, які загалом розглядаються як фітогормони. Для ґрунтових грибів, крім зазначених п'яти основних груп фітогормонів, характерна також здатність синтезувати й інші гормоноподібні речовини, а саме: брасиностероїди, олігосахарини, саліцилову й жасмонову кислоти [31; 32]. Гормони та гормоноподібні речовини, які синтезуються грибами, не тільки впливають на рослини, стимулюючи або гальмуючи їхній ріст і фізіологічну активність, а й гармонізують формування й функціонування системи мікроорганізми — рослина. Окрім участі в регуляції біохімічних процесів, яка відбувається в будь-якому рослинному організмі, ключові фітогормони (ауксини, цитокініни, гібереліни, абсцизова кислота, етилен, брасиностероїди, жасмонова та саліцилова кислоти) відіграють важливу роль у процесах нодуляції та азотфіксації бобових рослин [33].

Мета досліджень. Охарактеризувати грибний ценоз кореневої зони сої культурної та дослідити функціональну дію виділених мікроміцетів на рослини.

Матеріали та методи. Мікоценоз різних сфер кореневої зони сої досліджували за умов польових дослідів на дерново-середньопідзолистому пилувато-супіщаному ґрун-

ті, що характеризувався такими агрохімічними показниками: вміст гумусу становив 1,02 %, азоту (за Корнфільдом) — 54,9 мг/кг, рухомих форм фосфору (за Кірсановим) — 110–120 мг P₂O₅, обмінного калію (за Кірсановим) — 120–130 мг K₂O на 1 кг ґрунту, рН_{сол.} — 5,2, рН_{вод.} — 6,0.

Відбір ґрунтових зразків, виділення, облік і культивування грибів здійснювали за загальноприйнятими методиками [34].

Визначення чисельності мікроміцетів міжрядь і ризосфери сої здійснювали методом ґрунтових розведень Ваксмана, який полягає в тому, що ґрунтову суспензію висівають у товщу живильного середовища.

Для вилучення мікобіоти ризоплани застосовували метод змиву з поверхні коренів сої з наступним розведенням і глибинним посівом у живильне середовище. У всіх випадках як живильне середовище застосовували сусланий агар.

Ізолюючи ендоефіти з коренів рослин сої, керувалися такими критеріями: виділяли гриби, які по-перше, розвиваються у здорових неуражених тканинах кореня, а, по-друге, зберігають свою життєздатність після поверхневої стерилізації фрагментів кореня [35]. Фрагменти коренів рослин поверхнево стерилізували етанолом (96 %) упродовж 1,5 хв.

Культурально-морфологічні ознаки грибів вивчали на сусло-агарі, агаризованому середовищі Чапека та картопляно-глюкозному агарі. Їхню ідентифікацію проводили за відповідними для конкретної систематичної групи мікроміцетів визначниками [36–41].

Функціональну дію мікроміцетів на рослини оцінювали за допомогою біотестів на проростках кукурудзи [42]. З цією метою гриби поверхнево вирощували на рідкому глюкозавтолізатному середовищі протягом 10 діб за температури 26 ± 2 °С. Культуральну рідину отримували шляхом відфільтровування від міцелію й зберігали за температури 5 ± 2 °С.

Експериментальні дані статистично оброблено з використанням Microsoft Excell.

Результати та їх обговорення. Одержані результати засвідчили, що мікоценоз дерново-підзолистого ґрунту міжрядь сої формували мікроміцети родів *Fusarium* Link:Fr, *Trichoderma* Hers, *Acremonium* Link, *Alternaria* Nees, *Cladosporium* Corda, *Glio-*

cladium Corda, *Rhizopus* Ehrenb, *Mortierella* Coem, *Mucor* Mich. Загальна кількість грибів становила $67,38 \pm 4,56$ тис. КУО на 1 г сухого ґрунту (табл. 1). Найбільш поширеними були мікроміцети роду *Penicillium* Link:Fr. ($28,05 \pm 3,13$ тис. КУО на 1 г сухого ґрунту).

Деяко інша картина спостерігалася у ґрунті ризосфери сої. За впливу кореневих ексудатів рослин загальна кількість грибів збільшилася втричі й становила $212,30 \pm 16,73$ тис. КУО (табл. 1). Найбільш чисельними представниками мікоценозу ризосфери, на відміну від міжрядь, були гриби роду *Fusarium*, їхня кількість в 1 г сухого ґрунту становила $152,63 \pm 13,27$ тис. КУО (табл. 1). Як порівняти з ґрунтом міжрядь, чисельність грибів роду *Fusarium* у ризосфері підвищилася на 148,78 тис. КУО, роду *Acremonium* — на 9,35 тис. КУО в 1 г сухого ґрунту. Крім того, у ризосферному ґрунті рослин сої реєструвалися представники роду *Verticillium*, не виявлені в ґрунті без рослин. Чисельність грибів роду *Penicillium* у ризосфері знизилася на 9,07 тис. КУО, роду *Gliocladium* — на 2,75 тис. КУО в 1 г сухого ґрунту, як порівняти з ґрунтом без рослин. Як свідчать дані, наведені у табл. 1, мікроміцетів родів *Alternaria*, *Cladosporium*

і *Mucor*, представлених в ґрунті міжрядь, у ризосферному ґрунті рослин сої не було виявлено.

Мікоценоз ризоплани рослин сої був порівняно збідненим і складався переважно з представників родів *Fusarium* ($10,18 \pm 3,93$ тис. КУО на 1 г сухих коренів) і *Gliocladium* ($6,88 \pm 1,20$ тис. КУО на 1 г сухих коренів). Грибів родів *Acremonium*, *Alternaria*, *Cladosporium*, *Mortierella*, *Mucor* у ризоплані виявлено не було, а чисельність представників родів *Penicillium*, *Trichoderma*, *Rhizopus* і *Verticillium* не перевищувала 1 тис. КУО на 1 г сухих коренів. Загальна кількість мікроміцетів у ризоплані сої становила $20,90 \pm 3,98$ тис. КУО на 1 г сухих коренів (табл. 1).

Одержані нами результати дослідження мікоценозу кореневої зони рослин сої, що вирощувалася на дерново-підзолистому ґрунті, порівняли з даними літератури про мікоценоз кореневої зони сої на чорноземі вилугуваному [2]. В едафосфері в обох випадках переважали представники роду *Penicillium*. Водночас мікоценоз ризосфери сої на чорноземі вилугуваному істотно відрізнявся від мікоценозу на дерново-підзолистому ґрунті. Так, найбільшою рясністю в цьому разі відзначався рід *Aspergillus* (34,0 %), не виявлений під час наших досліджень, високою за-

Таблиця 1. Чисельність сапротрофних грибів у міжряддях та кореневій зоні рослин сої сорту *Легенда*

Сапротрофні гриби		Кількість КУО грибів, тис. на 1 г ґрунту або коренів, $\bar{X} \pm m$		
		міжряддя	ризосфера	відмиті корені
Представники родів	<i>Penicillium</i>	$28,05 \pm 3,13$	$18,98 \pm 1,67$	$0,83 \pm 0,61$
	<i>Fusarium</i>	$3,85 \pm 0,37$	$152,63 \pm 13,27$	$10,18 \pm 3,93$
	<i>Trichoderma</i>	$2,75 \pm 0,64$	$2,20 \pm 0,90$	$0,55 \pm 0,37$
	<i>Rhizopus</i>	$0,83 \pm 0,32$	$1,10 \pm 0,20$	$0,83 \pm 0,61$
	<i>Gliocladium</i>	$4,13 \pm 0,61$	$1,38 \pm 0,32$	$6,88 \pm 1,20$
	<i>Acremonium</i>	$3,03 \pm 0,32$	$12,38 \pm 1,67$	0
	<i>Alternaria</i>	$4,40 \pm 0,52$	0	0
	<i>Verticillium</i>	0	$0,55 \pm 0,37$	$0,83 \pm 0,32$
	<i>Cladosporium</i>	$4,40 \pm 1,16$	0	0
	<i>Mortierella</i>	$4,13 \pm 0,61$	$0,28 \pm 0,32$	0
	<i>Mucor</i>	$1,38 \pm 0,32$	0	0
Інші гриби		$10,45 \pm 2,67$	$23,38 \pm 4,03$	$0,83 \pm 0,61$
Загалом		$67,38 \pm 4,56$	$212,85 \pm 16,67$	$20,90 \pm 3,98$

лишалася рясність представників роду *Penicillium* (27,6 %), а рід *Fusarium*, що був найбільш поширеним у ризосфері сої за нашими даними, посідав лише третє місце за рясністю (21,1 %). Щодо ризоплани, то найбільш представленим на чорноземі вилугуваному залишався рід *Aspergillus* (38,4 %), високою була рясність роду *Alternaria* (19,8 %), і дещо нижчою — роду *Fusarium* (10,7 %), на відміну від дерново-підзолистого ґрунту, де, за нашими даними, переважали мікроміцети родів *Fusarium* та *Gliocladium*.

З ризоплани (відмитих коренів рослин) та гітосфери (відмитих та простерилізованих коренів рослин) було виділено 38 штамів мікроміцетів — представників родів *Alternaria*, *Aspergillus*, *Chaetomium*, *Fusarium*, *Gliocladium*, *Penicillium*, *Phoma*, *Verticillium*, які досліджували за функціональною дією на рослини.

Встановлено, що серед виділених штамів сім характеризувалися фітотоксичним впливом на рослини. Нативні культуральні рідини зазначених штамів грибів викликали затримку росту корінців паростків кукурудзи (біотест) на 10–84 % (рис. 1).

За розведення культуральних рідин стерильною водогінною водою 1:1, 1:5, 1:10 інгібувальний ефект на проростки зберігався. Розведення 1:50, 1:100, 1:500, 1:1000 або спричиняли певне пригнічення проростків кукурудзи, або відповідні показники вірогідно не відрізнялися від контрольних. Вплив розведень фільтратів культуральних рідин грибів *Aspergillus* sp. 2066 і *Alternaria* sp. 2001 (рис. 2) на довжину корінців

проростків кукурудзи наведено у табл. 2.

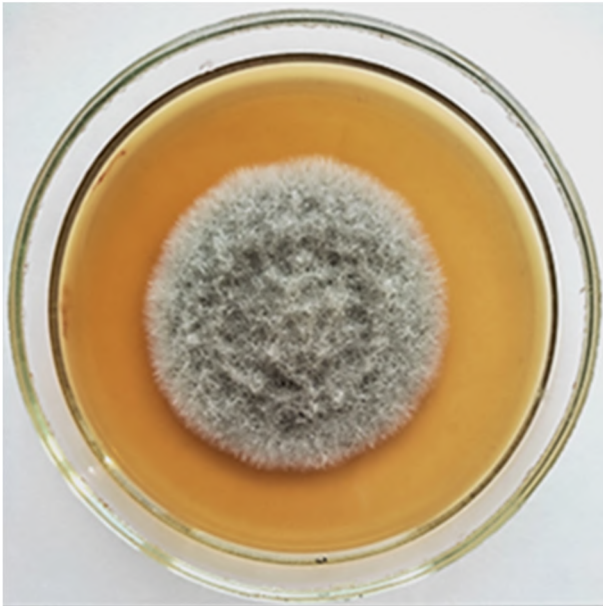
Властива деяким ґрунтовим грибам здатність утворювати фітотоксичні речовини є свідченням їхньої екологічної ролі, оскільки фітотоксини можуть надходити в рослини і суттєво впливати на фізіологічні процеси, хімічний склад рослин, урожай та його якість [43]. Так, згідно з даними огляду безпеки харчових продуктів та кормів EFSA (European Food Safety Authority), найвищі концентрації токсинів АОН, АМЕ, ТеА і ТЕН грибів роду *Alternaria* було виявлено в харчовій групі «Бобові, горіхи та олійні культури» і, зокрема, в насінні соняшника [44].

Здатність продукувати рістстимульовальні речовини була притаманна 23 виділеним штамам (рис. 3). Як свідчать наведені дані, розведення 1:100, 1:500, 1:1000 культуральних рідин зазначених штамів стерильною водогінною водою забезпечували збільшення довжини корінців тест-культури на 10–35 % до показників контрольного варіанту (води).

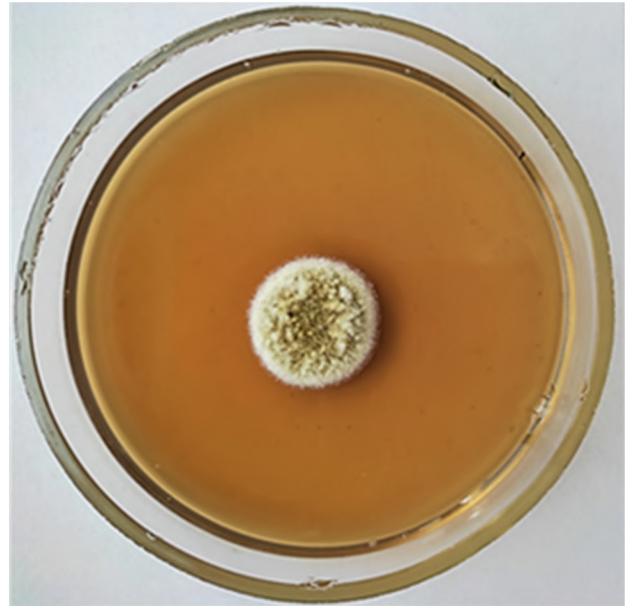
Водночас нативні культуральні рідини 14 з вищезгаданих штамів пригнічували розвиток проростків на 10–100 %, це може свідчити про те, що стимуляцію росту в цьому разі забезпечують речовини фітогормональної природи, які характеризуються параболічним характером дії на рослину залежно від концентрації (рис. 4). Вплив нативних культуральних рідин інших 9 штамів був у межах похибки й не перевищував 10 %, що ймовірно свідчить про їхню здатність продукувати такі біологічно активні речовини, як амінокислоти, вітаміни, ферменти тощо.



Рис. 1. Фітотоксична активність мікроміцетів, виділених з ризоплани та гітосфери сої.



Alternaria sp. 2001



Aspergillus sp. 2066

Рис. 2. Колонії грибів-продуцентів фітотоксичних речовин, виділених з ризоплани та гітосфери сої (сумовий агар, 10-та доба культивування).

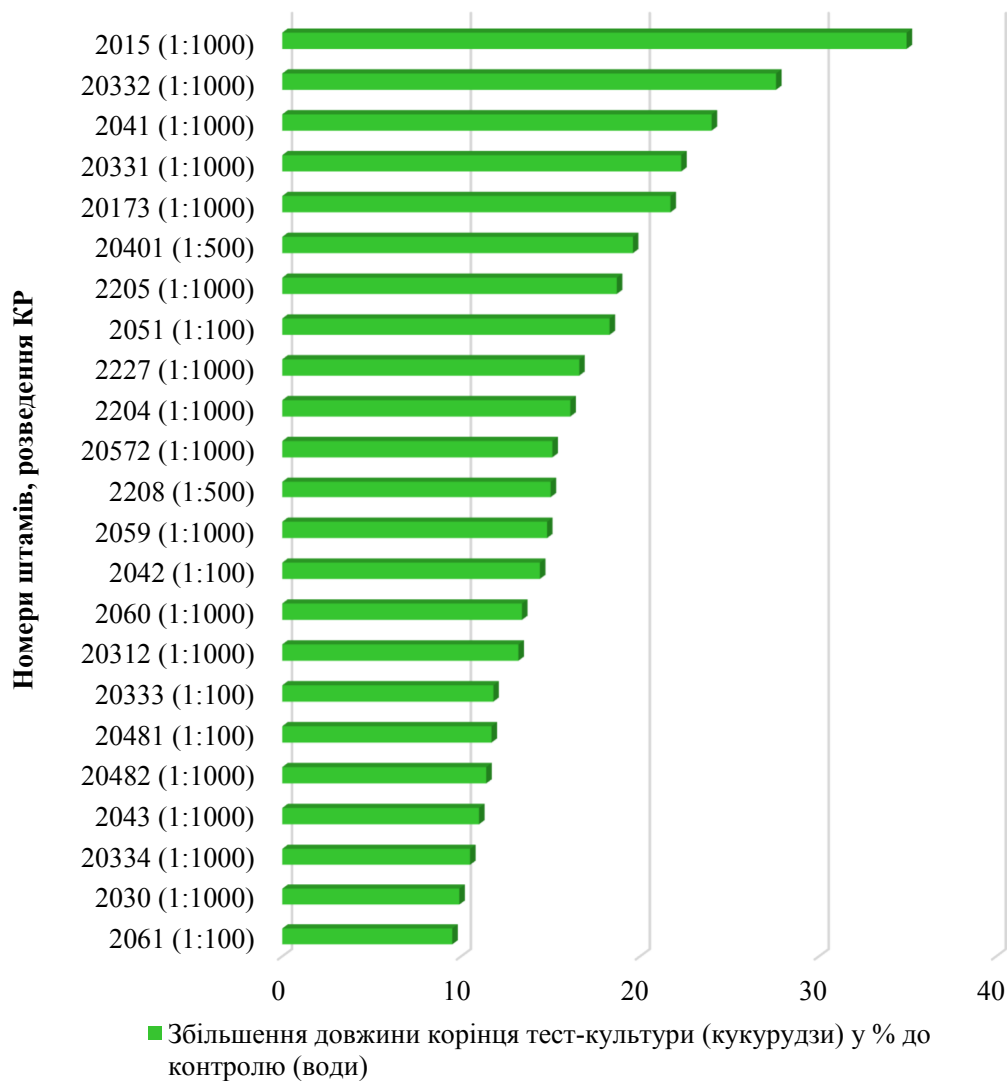


Рис. 3. Рістстимулювальна активність мікроміцетів, виділених з ризоплани та гітосфери сої.

Таблиця 2. Вплив фільтратів культуральних рідин *Alternaria* sp. 2001 і *Aspergillus* sp. 2066 на довжину корінців проростків кукурудзи, % від контролю (води)

Варіанти	Розведення культуральної рідини							
	нативна КР	1:1	1:5	1:10	1:50	1:100	1:500	1:1000
<i>Alternaria</i> sp. 2001	60,5	67,1	65,0	84,1	83,5	78,5	89,8	100,0
<i>Aspergillus</i> sp. 2066	16,4	65,2	89,2	76,8	100,0	100,0	100,0	100,0

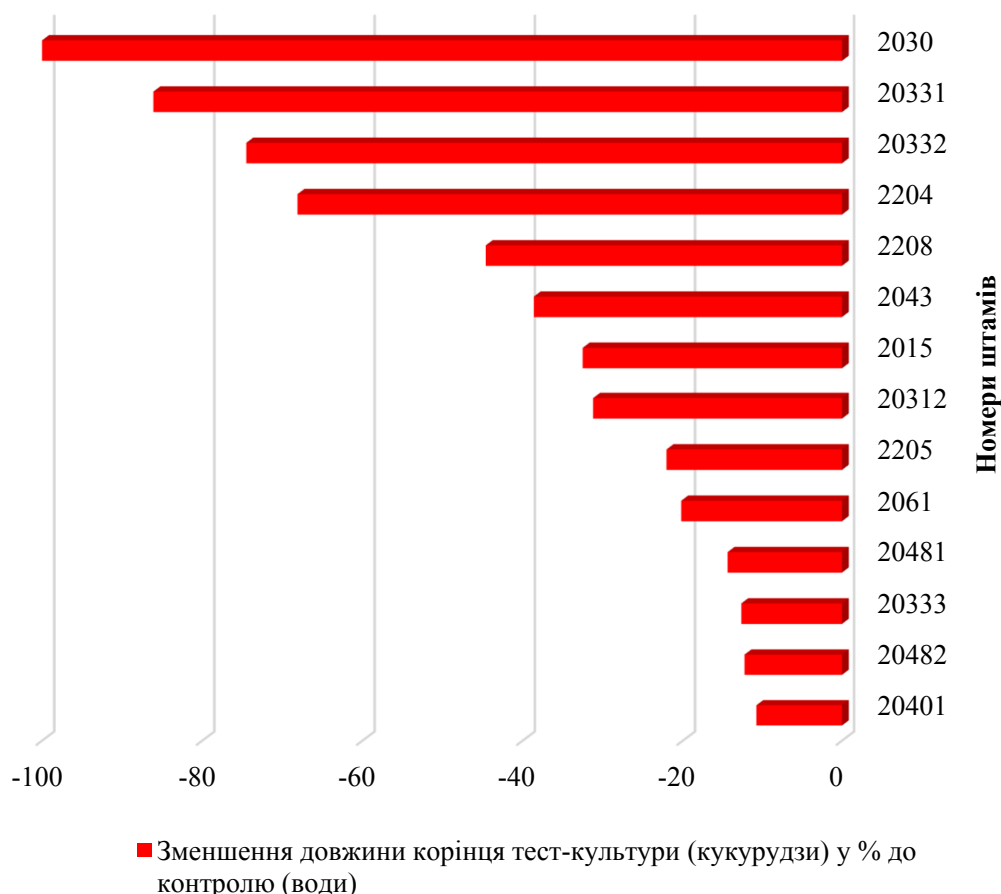


Рис. 4. Пригнічення розвитку проростків кукурудзи за обробки нативними культуральними рідинами грибів-продуцентів рістстимулювальних речовин.

Вісім виділених штамів не виявляли вираженої дії на рослини.

Розподіл виділених ґрунтових грибів за функціональною дією на рослини представлено на рис. 5. Як видно з рисунку, найбільша частка досліджуваних грибів (61 %) є продуцентами рістстимулювальних речовин різної природи, 18 % штамів характеризуються фітотоксичною дією на рослини, 21 % виражено не діють на рослини.

Під час досліджень особливу увагу звертали на гриби, виділені з гістосфери сої, адже відомо, що здатністю проникати у внутрішні тканини коренів рослин характеризу-

ються лише окремі види й штами мікроміцетів, а взаємодія з ендofітними грибами здатна розширити адаптивні можливості рослин, надаючи їм нові метаболічні функції, що забезпечує значне підвищення продуктивності агроценозів.

Вивчення родового складу ендofітних асоціацій сої становить неабиякий інтерес для багатьох дослідників. Відповідні дослідження проводять у США, Китаї, Аргентині, Бразилії, Індонезії, Єгипті та інших країнах.

За даними вчених з Університету Міннесоти (США), найбільш поширеними ендofітами сої, виявленими у внутрішніх тканинах

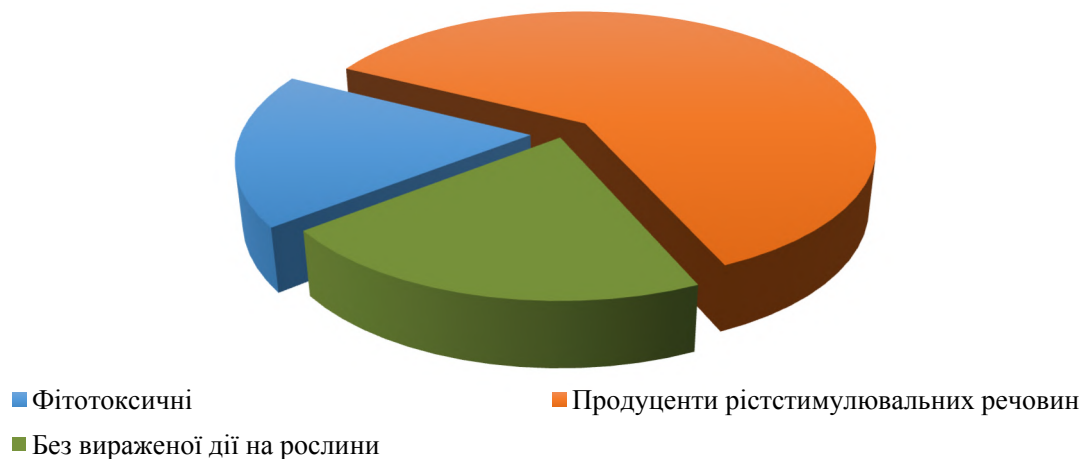


Рис. 5. Розподіл ґрунтових грибів за дією на рослини.

стебел рослин, були представники родів *Cladosporium* (36 %), *Alternaria* (13 %), *Diaporthe* (9 %) та *Epicoccum* (9 %) [45]. Серед виділених ізолятів траплялися також представники родів *Fusarium*, *Phomopsis*, *Phoma*, *Trichoderma*, *Plectosphaerella*, *Phialophora*. Дослідники з Хьюстонського університету (США) показали ефективність ендоефітного штаму сої *Penicillium funiculosum* LHL06 для підвищення схожості насіння, висоти та надземної маси рослин, площі листків, вмісту в них хлорофілу, рівня фотосинтезу та біосинтезу ізофлавонів рослинами за умов сольового стресу [46]. Зазначається високий ступінь розчинення кальцію трифосфату грибом *P. funiculosum* LHL06 і наявність у культуральній рідині гриба індоліл-3-оцтової кислоти та гіберелових кислот (ГК₁, ГК₄, ГК₈, ГК₉).

Вчені з Нанкінського сільськогосподарського університету (Китай), вивчаючи ендоефітні асоціації в коренях та насінні сої, що вирощувалася на трьох різних полях у регіоні Хуан-Хуай, встановили істотний вплив на родовий склад мікроміцетів як географічного чинника, так і типу тканин, з яких ізолювали ендоефіти [47]. За узагальненими даними, найбільш поширеними родами в коренях рослин сої були *Fusarium*, *Rhizoctonia*, *Phoma*, *Clonostachys*, *Mortierella* і *Calonectria*, представники родів *Macrophomina* і *Plyonectria* було ізольовано тільки з коренів рослин.

Згідно з результатами, отриманими під час вивчення ендоефітних асоціацій сої дослідниками з Федерального університету Вікоса (Бразилія), в листках рослин переважали ендоефіти родів *Ampelomyces*, *Cladosporium*, *Colletotrichum*, *Diaporthe*, *Guignardia* та *Phoma*, тоді як із коренів найчастіше ізолювали

представників роду *Fusarium* (види *F. oxysporum* та *F. solani*) [18].

Учені з Інституту ботаніки імені Карлоса Спегазіні (Аргентина) досліджували видове різноманіття ендоефітів, виділених зі стебел, листків і коренів рослин сої чотирьох різних сортів. З усіх досліджуваних сортів найчастіше ізолювали ендоефіти виду *Fusarium graminearum*, а найрідше — виду *Scopulariopsis brevicaulis* [17].

Дослідники з Університету Бравіджая (Індонезія) вивчали різноманіття ендоефітних грибів сої для пошуку потенційного антагоніста для біоконтролю патогена *Sclerotium rolfsii* [20]. Виділені ізоляти були представниками родів *Trichoderma*, *Aspergillus*, *Acremonium*, *Fusarium*, *Cephalosporium*, *Microsporum*, *Penicillium*. Найбільш перспективними антагоністами виявилися ізоляти, що належали до родів *Trichoderma* та *Aspergillus*.

В Ассіутському університеті (Єгипет) досліджували гриби-ендоефіти роду *Trichoderma*, виділені з коренів сої як потенційні антагоністи збудника кореневих гнилей *Rhizoctonia solani* [11]. Три з десяти досліджуваних ізолятів — представники видів *Trichoderma longibrachiatum*, *T. asperellum* і *T. atroviride* — виявили високий рівень антагоністичної активності проти *Rhizoctonia solani*, були здатні продукувати пектиназу і хітиназу, ІОК, сидерофори та розчиняти фосфати.

Одержані нами результати засвідчили, що ендоефітну мікобіоту сої формували мікроміцети родів *Penicillium* (44 %), *Chaetomium* (21 %), *Fusarium* (21 %), *Verticillium* (7 %), *Phoma* (7 %) (рис. 6), переважна більшість яких характеризувалася рістстимулювальною дією на рослини (рис 3).



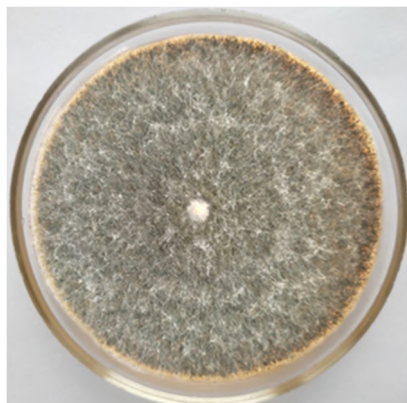
Phoma sp. 2015



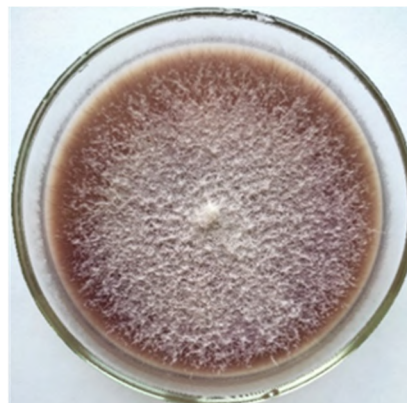
Verticillium sp. 2063



Penicillium sp. 20401



Chaetomium sp. 2061



Fusarium sp. 2042

Рис. 6. Колонії грибів-ендофітів сої (сусловий агар, 10-та доба культивування).

Із літературних джерел відомо, що представники родів *Penicillium* та *Chaetomium* характеризуються здебільшого позитивним впливом на ріст і розвиток рослин [31; 32; 46]. Водночас серед грибів, що належать до родів *Fusarium*, *Verticillium*, *Phoma* є патогенні багатьох видів культурних рослин. Зокрема, фузарії є збудниками кореневих гнилей сої, а також уражують надземні органи рослин [48; 49]. Результати досліджень, проведених з різними сортами сої за різних ґрунтово-кліматичних умов свідчать, що рід *Fusarium* посідає важливе місце серед ендоефітних грибів за кількістю виділених ізолятів [17; 18; 20; 47]. Патогенний гриб *Verticillium dahliae* спричиняє вертицильозне в'янення у кількох сотнях видів рослин, проте мікроміцети роду *Verticillium*, виділені з гірчиці та злакових трав, описані в літературі як ендоефіти [50]. Фітопатоген *Phoma betae* уражує рослини буряка, спричиняє суху гниль, гниль сердечка, плямистість листків, але, згідно з даними, отриманими дослідниками з різних країн, представники роду *Phoma*, як і роду *Fusarium*, є невід'ємною складовою ендоефітних асоціацій сої [18; 45; 47].

З огляду на вищезазначене, становить інтерес з'ясування механізмів дії виділених ендоефітних грибів на рослини сої та дослідження перспектив використання найбільш ефективних з них у сільському господарстві для захисту сої від хвороб, підвищення урожайності культури та поліпшення якості одержаної продукції.

Висновки. Отримані результати засвідчили, що мікоценоз дерново-підзолистого ґрунту формували мікроміцети, які належали до родів *Acremonium* Link, *Alternaria* Nees, *Cladosporium* Corda, *Fusarium* Link:Fr, *Gliocladium* Corda, *Mortierella* Coem, *Mucor* Mich, *Penicillium* Link:Fr., *Rhizopus* Ehrenb, *Trichoderma* Hers, серед яких найбільш поширеними були мікроміцети роду *Penicillium* ($28,05 \pm 3,13$ тис. КУО).

У ризосферному ґрунті рослин сої загальна кількість грибів збільшилася втричі й становила $212,30 \pm 16,73$ тис. КУО, у цій екологічній ніші переважали гриби роду *Fusarium* ($152,63 \pm 13,27$ тис. КУО). Мікоценоз ризоплани рослин сої був якісно й кількісно збагаченим, як порівняти з ризосферою, і складався переважно з представників родів

Fusarium (10,18 ± 3,93 тис. КУО на 1 г сухих коренів) і *Gliocladium* (6,88 ± 1,20 тис. КУО на 1 г сухих коренів). Ендоефітну мікобіоту сої формували мікроміцети родів *Penicillium* (44 %), *Chaetomium* (21 %), *Fusarium* (21 %), *Verticillium* (7 %), *Phoma* (7 %).

Виділені з кореневої зони рослин сої мікроміцети різнилися за функціональною дією на рослини. Найбільша частка досліджуваних грибів (61 %) є продуцентами рістстимулювальних речовин різної природи, 18 % штамів характеризуються фітотоксичною дією на рослини, 21 % не мають вираженої дії на рослини.

ЦИТОВАНА ЛІТЕРАТУРА

1. Islam M. S., Muhyidiyn I., Islam Md. R., Hasan Md. K., Hafeez A. G., Hosen Md. M. ... Sabagh A. E. Soybean and Sustainable Agriculture for Food Security. T. Ohshima, Y. Takahashi, N. Ohtake, T. Sato, S. Tanabata (Eds.). *Soybean — Recent Advances in Research and Applications*. 2022. P. 104–129. <http://dx.doi.org/10.5772/intechopen.104129>

2. Костюченко Н. І., Лях В. О. Різноманіття мікроскопічних грибів кореневої зони сої в умовах Запорізької області. *Актуальні питання біології, екології та хімії*. 2011. № 2. С. 64–72.

3. Bai L., Cui J., Jie W., Cai B. Analysis of the community compositions of rhizosphere fungi in soybeans continuous cropping fields. *Microbiol Res*. 2015. № 180. P. 49–56. <http://doi.org/10.1016/j.micres.2015.07.007>

4. Han L.-L., Wang J.-T., Yang S.-H., Chen W.-F., Zhang L.-M., He J.-Z. Temporal dynamics of fungal communities in soybean rhizosphere. *Journal of Soils and Sediments*. 2017. № 17. P. 491–498. <https://doi.org/10.1007/s11368-016-1534-y>

5. Schouten A. Endophytic fungi: Definitions, diversity, distribution and their significance in plant life. A. Schouten (Ed.). *Endophyte Biotechnology: Potential for Agriculture and Pharmacology*. Boston: CAB International, 2019. P. 6–31. <https://doi.org/10.1079/9781786399427.0006>

6. Yadav A. N., Kumar R., Kumar K., Verma P., Kumar V. Current applications and future prospects of eco-friendly microbes. *EU Voice*. 2017. Vol. 3, № 1. P. 1–3.

7. Prasad R., Kamal S., Sharma P. K., Oelmüller R., Varma A. Root endophyte *Piriformospora indica* DSM 11827 alters plant morphology, enhances biomass and antioxidant activity of medicinal plant *Vacopa monniera*. *Journal of Basic Microbiology*. 2013. № 53. P. 1016–1024. <https://doi.org/10.1002/jobm.201200367>

8. Yang B., Ma H.-Y., Wang X.-M., Jia Y.,

Hu J., Li X., Dai C.-C. Improvement of nitrogen accumulation and metabolism in rice (*Oryza sativa* L.) by the endophyte *Phomopsis liquidambari*. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2014. № 82. P. 172–182. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2014.06.002>

9. Selim K. A., El-Beih A. A., Abdel-Rahman T. M., El-Diwany A. I. Biology of endophytic fungi current research in environmental. *Applied Microbiology*. 2012. Vol. 2, № 1. P. 31–82. <https://doi.org/10.5943/cream/2/1/3>

10. Tellenbach C., Sieber T. N. Do colonization by dark septate endophytes and elevated temperature affect pathogenicity of oomycetes? *FEMS Microbiology Ecology*. 2012. № 82. P. 157–168. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2012.01415.x>

11. Sallam N., Ali E. F., Seleim M. A. A., Khalil Bagy H. M. M. Endophyte fungi associated with soybean plants and their antagonistic activity against *Rhizoctonia solani*. *Egyptian Journal of Biological Pest Control*. 2021. Vol. 31, № 1. P. 54. <https://doi.org/10.1186/s41938-021-00402-9>

12. Gange A. C., Eschen R., Wearn J. A., Thawer A., Sutton B. C. Differential effects of foliar endophytic fungi on insect herbivores attacking a herbaceous plant. *Oecologia*. 2012. № 168. P. 1023–1031. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-2151-5>

13. Khan A. R., Ullah I., Waqas M., Park G.-S., Khan A. L., Hong S.-J. ... Ur-Rehman S. Host plant growth promotion and cadmium detoxification in *Solanum nigrum*, mediated by endophytic fungi. *Ecotoxicol Environ Saf*. 2017. № 136. P. 180–188. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2016.03.014>

14. Murphy B., Martin Nieto L., Doohan F., Hodgkinson T. Fungal endophytes enhance agronomically important traits in severely drought-stressed barley. *Journal of Agronomy and Crop Science*. 2015. № 201. P. 419–427. <https://doi.org/10.1111/jac.12139>

15. Azad K., Kaminskyj S. A fungal endophyte strategy for mitigating the effect of salt and drought stress on plant growth. *Symbiosis*. 2016. № 68. P. 73–78. <https://doi.org/10.1007/s13199-015-0370-y>

16. Kim J., Roy M., Ahn S.-H., Shanmugam G., Yang J. S., Jung H. W., Jeon J. Culturable Endophytes Associated with Soybean Seeds and Their Potential for Suppressing Seed-Borne Pathogens. *Plant Pathol J*. 2022. Vol. 38, № 4. P. 313–322. <https://doi.org/10.5423/PPJ.OA.05.2022.0064>

17. Russo M. L., Pelizza S. A., Cabello M. N., Stenglein S. A., Vianna M. F., Scorsetti A. C. Endophytic fungi from selected varieties of soybean (*Glycine max* L. Merr.) and corn (*Zea mays* L.) grown in an agricultural area of Argentina. *Rev Argent Microbiol*. 2016. Vol. 48, № 2. P. 154–160. <https://doi.org/10.1016/j.ram.2015.11.006>

18. Fernandes E. G., Pereira O. L., da Silva C. C., Pereira Bento C. B., de Queiroz M. V. Diversity of endophytic fungi in *Glycine max*. *Micro-*

- biol Res.* 2015. № 181. P. 84–92. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2015.05.010>
19. de Souza Leite T., Cnossen-Fassoni A., Pereira O. L., Mizubuti E. S. G., de Araújo E. F., de Queiroz M. V. Novel and highly diverse fungal endophytes in soybean revealed by the consortium of two different techniques. *J Microbiol.* 2013. Vol. 51, № 1. P. 56–69. <https://doi.org/10.1007/s12275-013-2356-x>
20. Zuhria S. A., Djauhari S., Muhibuddin A. Exploration and Antagonistic Test of Endophytic Fungi from Soybean (*Glycine max* L. Merr) With Different Resistance to *Sclerotium rolfsii*. *J Exp Life Sci.* 2016. Vol. 6, № 2. P. 101–105.
21. Evidente A., Cimino A., Masi M. Phytotoxins produced by pathogenic fungi of agrarian plants. *Phytochem Rev.* 2019. № 18. P. 843–870. <https://doi.org/10.1007/s11101-019-09624-0>
22. Chen H., Singh H., Bhardwaj N., Bhardwaj S. K., Khatri M., Kim K.-H., Peng W. An exploration on the toxicity mechanisms of phytotoxins and their potential utilities. *Cret Rev Environ Sci Technol.* 2020. P. 394–435. <https://doi.org/10.1080/10643389.2020.1823172>
23. Pontes J. G. M., Fernandes L. S., Dos Santos R. V., Tasic L., Fill T. P. Virulence factors in the phytopathogen-host interactions: An overview. *J Agric Food Chem.* 2020. № 68. P. 7555–7570. <https://doi.org/10.1021/acs.jafc.0c02389>
24. Xu D., Xue M., Shen Zh., Jia X., Hou X., Lai D., Zhou L. Phytotoxic Secondary Metabolites from Fungi. *Toxins.* 2021. Vol. 13, № 4. P. 261. <https://doi.org/10.3390/toxins13040261>
25. Meena M., Samal S. *Alternaria* host-specific (HSTs) toxins: An overview of chemical characterization, target sites, regulation and their toxic effects. *Toxicol Rep.* 2019. № 6. P. 745–758. <https://doi.org/10.1016/j.toxrep.2019.06.021>
26. Walton J. D., Panaccione D. G. Host-selective toxins and disease specificity: Perspectives and progress. *Annu Rev Phytopathol.* 1993. № 31. P. 275–303. <https://doi.org/10.1146/annurev.py.31.090193.001423>
27. Tsuge T., Harimoto Y., Akimitsu K., Ohtani K., Kodama M., Akagi Y. ... Otani H. Host-selective toxins produced by the plant pathogenic fungus *Alternaria alternata*. *FEMS Microbiol Rev.* 2013. № 37. P. 44–66. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6976.2012.00350.x>
28. Strange R. N. Phytotoxins produced by microbial plant pathogens. *Nat Prod Rep.* 2007. № 24. P. 127–144. <https://doi.org/10.1039/b513232k>
29. Santner A., Calderon-Villalobos L., Estelle M. Plant hormones are versatile chemical regulators of plant growth. *Nature Chem Biol.* 2009. № 5. P. 301–307. <https://doi.org/10.1038/nchembio.165>
30. Miransari M., Smith D. L. Plant hormones and seed germination. *Environ Exp Bot.* 2014. № 99. P. 111–123. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2013.11.005>
31. Kopilov E., Kyslynska A., Nadkernychna O., Tsekhmister H. Formation and functioning of *Chaetomium cochliodes* / *Fagopirum esculentum* endophytic association. *JMBFS.* 2020. Vol. 10, № 2. P. 190–196. <https://doi.org/10.15414/jmbfs.2020.10.2.190-196>
32. Kopilov E., Kyslynska A., Nadkernychna O., Tsekhmister H., Horban V. Histological examination of endophytic *Chaetomium cochliodes* Palliser fungus localization in healthy tissues of agricultural crop roots. *Agriculture and Natural Resources.* 2021. Vol. 55, № 4. P. 507–514.
33. Коць С. Я., Гришук О. О. Фітогормони у формуванні та функціонуванні симбіотичних взаємовідносин бобових рослин і бульбочкових бактерій. *Физиология растений и генетика.* 2015. Т. 47, № 3. С. 197–206.
34. Методы экспериментальной микологии. Справочник. Под ред. В. И. Билай. К. : Наукова думка, 1982. 549 с.
35. Stone J. K., Bacon C. W., White J. F. Endophytic fungi. G. M. Mueller, G. F. Bills, M. S. Foster (Eds.). *Biodiversity of Fungi: Inventory and Monitoring Methods.* Vol. 55. Burlington: Elsevier Academic Press, 2005. P. 282–283.
36. Билай В. И. Фузариин. К. : Наукова думка, 1977. 444 с.
37. Пидопличко Н. М. Грибы-паразиты культурных растений. Определитель: В 3 т. К. : Наукова думка, 1977. Т. 1. 295 с.
38. Пидопличко Н. М. Грибы-паразиты культурных растений. Определитель: В 3 т. К. : Наукова думка, 1977. Т. 2. 300 с.
39. Пидопличко Н. М. Грибы-паразиты культурных растений. Определитель: В 3 т. К. : Наукова думка, 1978. Т. 3. 296 с.
40. Пидопличко Н. М. Пенициллы (Ключи для определения видов). К. : Наукова думка, 1972. 150 с.
41. Милько А. А. Определитель мукоральных грибов. К. : Наукова думка, 1974. 303 с.
42. Берестецкий О. О. Простой метод выявления фитотоксичных речовин, утворюваних мікроорганізмами. *Мікробіологічний журнал.* 1972. Т. 34, № 6. С. 798–799.
43. Lee H. B., Patriarca A., Magan N. *Alternaria* in Food: Ecophysiology, Mycotoxin Production and Toxicology. *Mycobiology.* 2015. Vol. 43, № 2. P. 93–106. <https://doi.org/10.5941/MYCO.2015.43.2.93>
44. Alexander J., Benford D., Boobis A., Cecatelli S., Cottrill B., Cravedi J.-P. ... van Leeuwen R. EFSA Panel on Contaminants in the Food Chain (CONTAM). Scientific opinion on the risks for animal and public health related to the presence of *Alternaria* toxins in feed and food. *EFSA J.* 2011.

№ 9. <https://doi.org/10.2903/j.efsa.2011.2407>

45. Impullitti A. E., Malvick D. K. Fungal endophyte diversity in soybean. *J Appl Microbiol.* 2013. Vol. 114, № 5. P. 1500–1506. <https://doi.org/10.1111/jam.12164>

46. Khan A. L., Hamayun M., Kim Y.-H., Kang S.-M., Lee I.-J. Ameliorative symbiosis of endophyte (*Penicillium funiculosum* LHL06) under salt stress elevated plant growth of *Glycine max* L. *Plant Physiol Biochem.* 2011. Vol. 49, № 8. P. 852–861. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2011.03.005>

47. Yang H., Ye W., Ma J., Zeng D., Rong Z., Xu M., Wang Y., Zheng X. Endophytic fungal communities associated with field-grown soybean roots and seeds in the Huang-Huai region of China. *Peer J.* 2018. № 6. <https://doi.org/10.7717/peerj.4713>

48. Адаменко О. П. Видовий склад збудників фузаріозу сої та їх патогенність. *Вісник Центру наукового забезпечення АПВ Харківської області.* 2015. № 18. С. 5–12.

49. Arias M. M. D., Leandro L. F., Munkvold G. P. Aggressiveness of *Fusarium* species and impact of root infection on growth and yield of soybeans. *Phytopathology.* 2013. Vol. 103, № 8. P. 822–832. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-08-12-0207-R>

50. Wheeler D. L., Sung Dung J. K., Johnson D. A. From pathogen to endophyte: an endophytic population of *Verticillium dahliae* evolved from a sympatric pathogenic population. *New Phytol.* 2019. Vol. 222, № 1. P. 497–510. <https://doi.org/10.1111/nph.15567>

Отримано 14.07.2022

<https://doi.org/10.35868/1997-3004.36.13-27>

UDC 634.466:579.64:633.34

MICROMYCETES IN ROOT ZONE OF SOYBEAN PLANTS AND THEIR FUNCTIONAL EFFECT ON PLANTS

Ye. P. Kopylov¹, O. O. Shakhovkina¹, O. V. Nadkernychna¹,
T. P. Novikova², V. V. Tarasov¹

¹Institute of Agricultural Microbiology and Agroindustrial Manufacture, NAAS, Chernihiv
e-mail: helenshah@gmail.com

²Pavlo Tychyna Uman State Pedagogical University
e-mail: seminukt@gmail.com

Objective. Characterize the fungal coenosis of the root zone of soybean plants and investigate the functional effect of isolated micromycetes on plants. **Methods.** The mycocenosis of different spheres of the root zone of soybean plants was studied under the conditions of field experiments on sod-medium-podzolic dusty-sandy soil. Soil sampling, isolation, accounting and cultivation of fungi were carried out according to generally accepted methods. Measuring the number of micromycetes in the spacing and the rhizosphere of soybean was carried out by the Waksman's soil dilutions method. To extract mycobiota of rhizoplane, the method of washing from the surface of soybean roots, followed by dilution and deep sowing in the digest medium was used. Endophytes were isolated from the tissues of healthy unaffected soybean roots after their surface sterilization with alcohol (96%) for 1.5 min. Cultural and morphological characteristics of fungi were studied on wort agar, Chapek's agar medium, and potato-glucose agar. Their identification was carried out according to the determinants appropriate for a specific systematic group of micromycetes. The functional effect of micromycetes on plants was evaluated using bioassays on corn seedlings. **Results.** The mycocenosis of sod-podzolic soil was formed by micromycetes belonging to the genera *Acremonium* Link, *Alternaria* Nees, *Cladosporium* Corda, *Fusarium* Link:Fr, *Gliocladium* Corda, *Mortierella* Coem, *Mucor* Mich, *Penicillium* Link:Fr, *Rhizopus* Ehrenb, *Trichoderma* Hers, among which micromycetes of the genus *Penicillium* (28.05 ± 3.13 thous CFU per 1 g of dry soil) were the most common. Under the influence of root exudates, the total number of soya bean rhizospheric soil fungi increased threefold and amounted to 212.30 ± 16.73 thous CFU per 1 g of dry soil; in the rhizosphere fungi of the genus *Fusarium* prevailed (152.63 ± 13.27 thous CFU per 1 g of dry soil). Mycocenosis of the rhizoplane of soybean plants was qualitatively and quantitatively depleted, as

compared to the rhizosphere, and consisted mainly of representatives of the genera *Fusarium* (10.18 ± 3.93 thous CFU per 1 g of dry roots) and *Gliocladium* (6.88 ± 1.20 thous CFU per 1 g of dry roots). The endophytic mycobiota of soybean was formed by micromycetes of the genera *Penicillium* (44 %), *Chaetomium* (21 %), *Fusarium* (21 %), *Verticillium* (7 %), *Phoma* (7 %). Micromycetes isolated from the root zone of soybean plants differed in their functional effect on plants. The largest share of the studied fungi (61 %) are producers of growth-stimulating substances of various origin, 18 % of strains are characterized by a phytotoxic effect on plants, 21 % do not have a pronounced effect on plants. **Conclusion.** The fungal coenosis of the root zone of soybean was characterized, the functional effect of isolated micromycetes on plants was investigated.

Key words: mycocenosis, micromycetes, soybean, spacing, rhizospheric soil, rhizoplane, endophytic fungi.

REFERENCES

- Islam, M. S., Muhyidiyn, I., Islam, Md. R., Hasan, Md. K., Hafeez, A. G., Hosen, Md. M. ... Sabagh, A. E. (2022). Soybean and Sustainable Agriculture for Food Security. In T. Ohyama, Y. Takahashi, N. Ohtake, T. Sato, S. Tanabata (Eds.). *Soybean — Recent Advances in Research and Applications* (pp. 104–129). <http://dx.doi.org/10.5772/intechopen.104129>
- Kostiuchenko, N. I., Liakh, V. O. (2011). Riznomanittia mikroskopichnykh hrybiv korenevoi zony soi v umovakh Zaporizkoi oblasti [Diversity of micromycetes in root zone of soybean under conditions of Zaporizhzhya region]. *Aktualni pytannia biolohii, ekolohii ta khimii — Actual issues of biology, ecology and chemistry*, 2, 64–72 [in Ukrainian].
- Bai, L., Cui, J., Jie, W., & Cai, B. (2015). Analysis of the community compositions of rhizosphere fungi in soybeans continuous cropping fields. *Microbiol Res*, 180, 49–56. <http://doi.org/10.1016/j.micres.2015.07.007>
- Han, L.-L., Wang, J.-T., Yang, S.-H., Chen, W.-F., Zhang, L.-M., & He, J.-Z. (2017). Temporal dynamics of fungal communities in soybean rhizosphere. *Journal of Soils and Sediments*, 17, 491–498 <https://doi.org/10.1007/s11368-016-1534-y>
- Schouten, A. (2019). Endophytic fungi: Definitions, diversity, distribution and their significance in plant life. In A. Schouten (Ed.). *Endophyte Biotechnology: Potential for Agriculture and Pharmacology*. (pp. 6–31). Boston: CAB International. <https://doi.org/10.1079/9781786399427.0006>
- Yadav, A. N., Kumar, R., Kumar, K., Verma, P., & Kumar, V. (2017). Current applications and future prospects of eco-friendly microbes. *EU Voice*, 3(1), 1–3.
- Prasad, R., Kamal, S., Sharma, P. K., Oel-müller, R., & Varma, A. (2013). Root endophyte *Piriformospora indica* DSM 11827 alters plant morphology, enhances biomass and antioxidant activity of medicinal plant *Bacopa monniera*. *Journal of Basic Microbiology*, 53, 1016–1024. <https://doi.org/10.1002/jobm.201200367>
- Yang, B., Ma, H.-Y., Wang, X.-M., Jia, Y., Hu, J., Li, X., & Dai, C.-C. (2014). Improvement of nitrogen accumulation and metabolism in rice (*Oryza sativa* L.) by the endophyte *Phomopsis liquidambari*. *Plant Physiology and Biochemistry*, 82, 172–182. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2014.06.002>
- Selim, K. A., El-Beih, A. A., Abdel-Rahman, T. M., & El-Diwany, A. I. (2012). Biology of endophytic fungi current research in environmental. *Applied Micology*, 2(1), 31–82. <https://doi.org/10.5943/cream/2/1/3>
- Tellenbach, C., Sieber, T. N. (2012). Do colonization by dark septate endophytes and elevated temperature affect pathogenicity of oomycetes? *FEMS Microbiology Ecology*, 82, 157–168. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2012.01415.x>
- Sallam, N., Ali, E. F., Seleim, M. A. A., & Khalil Bagy, H. M. M. (2021). Endophyte fungi associated with soybean plants and their antagonistic activity against *Rhizoctonia solani*. *Egyptian Journal of Biological Pest Control*, 31(1), 54. <https://doi.org/10.1186/s41938-021-00402-9>
- Gange, A. C., Eschen, R., Wearn, J. A., Thawer, A., & Sutton, B. C. (2012). Differential effects of foliar endophytic fungi on insect herbivores attacking a herbaceous plant. *Oecologia*, 168, 1023–1031. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-2151-5>
- Khan, A. R., Ullah, I., Waqas, M., Park, G.-S., Khan, A. L., Hong, S.-J. ... Ur-Rehman, S. (2017). Host plant growth promotion and cadmium detoxification in *Solanum nigrum*, mediated by endophytic fungi. *Ecotoxicol Environ Saf*, 136, 180–188. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2016.03.014>
- Murphy, B., Martin Nieto, L., Doohan, F., & Hodkinson, T. (2015). Fungal endophytes enhance agronomically important traits in severely drought-stressed barley. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 201, 419–427. <https://doi.org/10.1111/jac.12139>
- Azad, K., Kaminskyj, S. (2016). A fungal endophyte strategy for mitigating the effect of salt and drought stress on plant growth. *Symbiosis*, 68, 73–78. <https://doi.org/10.1007/s13199-015-0370-y>
- Kim, J., Roy, M., Ahn, S.-H., Shanmugam, G., Yang, J. S., Jung, H. W., & Jeon, J. (2022).

Culturable Endophytes Associated with Soybean Seeds and Their Potential for Suppressing Seed-Borne Pathogens. *Plant Pathol J*, 38(4), 313–322. <https://doi.org/10.5423/PPJ.OA.05.2022.0064>

17. Russo, M. L., Pelizza, S. A., Cabello, M. N., Stenglein, S. A., Vianna, M. F., & Scorsetti, A. C. (2016). Endophytic fungi from selected varieties of soybean (*Glycine max* L. Merr.) and corn (*Zea mays* L.) grown in an agricultural area of Argentina. *Rev Argent Microbiol*, 48(2), 154–160. <https://doi.org/10.1016/j.ram.2015.11.006>

18. Fernandes, E. G., Pereira, O. L., da Silva, C. C., Pereira Bento, C. B., & de Queiroz, M. V. (2015). Diversity of endophytic fungi in *Glycine max*. *Microbiol Res*, 181, 84–92. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2015.05.010>

19. de Souza Leite, T., Cnossen-Fassoni, A., Pereira, O. L., Mizubuti, E. S. G., de Araújo, E. F., & de Queiroz, M. V. (2013). Novel and highly diverse fungal endophytes in soybean revealed by the consortium of two different techniques. *J Microbiol*, 51(1), 56–69. <https://doi.org/10.1007/s12275-013-2356-x>

20. Zuhria, S. A., Djahuri, S., & Muhibuddin, A. (2016). Exploration and Antagonistic Test of Endophytic Fungi from Soybean (*Glycine max* L. Merr) With Different Resistance to *Sclerotium rolfsii*. *J Exp Life Sci*, 6(2), 101–105.

21. Evidente, A., Cimino, A., & Masi, M. (2019). Phytotoxins produced by pathogenic fungi of agrarian plants. *Phytochem Rev*, 18, 843–870. <https://doi.org/10.1007/s11101-019-09624-0>

22. Chen, H., Singh, H., Bhardwaj, N., Bhardwaj, S. K., Khatri, M., Kim, K.-H., & Peng, W. (2020). An exploration on the toxicity mechanisms of phytotoxins and their potential utilities. *Cret Rev Environ Sci Technol*, 394–435. <https://doi.org/10.1080/10643389.2020.1823172>

23. Pontes, J. G. M., Fernandes, L. S., Dos Santos, R. V., Tasic, L., & Fill, T. P. (2020). Virulence factors in the phytopathogen-host interactions: An overview. *J Agric Food Chem*, 68, 7555–7570. <https://doi.org/10.1021/acs.jafc.0c02389>

24. Xu, D., Xue, M., Shen, Zh., Jia, X., Hou, X., Lai, D., & Zhou, L. (2021). Phytotoxic Secondary Metabolites from Fungi. *Toxins*, 13(4), 261. <https://doi.org/10.3390/toxins13040261>

25. Meena, M., Samal, S. (2019). *Alternaria* host-specific (HSTs) toxins: An overview of chemical characterization, target sites, regulation and their toxic effects. *Toxicol Rep*, 6, 745–758. <https://doi.org/10.1016/j.toxrep.2019.06.021>

26. Walton, J. D., Panaccione, D. G. (1993). Host-selective toxins and disease specificity: Perspectives and progress. *Annu Rev Phytopathol*, 31, 275–303. <https://doi.org/10.1146/annurev.py.31.090193.001423>

27. Tsuge, T., Harimoto, Y., Akimitsu, K., Oh-

tani, K., Kodama, M., Akagi, Y. ... Otani, H. (2013). Host-selective toxins produced by the plant pathogenic fungus *Alternaria alternata*. *FEMS Microbiol Rev*, 37, 44–66. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6976.2012.00350.x>

28. Strange, R. N. (2007). Phytotoxins produced by microbial plant pathogens. *Nat Prod Rep*, 24, 127–144. <https://doi.org/10.1039/b513232k>

29. Santner, A., Calderon-Villalobos, L., & Estelle, M. (2009). Plant hormones are versatile chemical regulators of plant growth. *Nature Chem Biol*, 5, 301–307. <https://doi.org/10.1038/nchembio.165>

30. Miransari, M., Smith, D. L. (2014). Plant hormones and seed germination. *Environ Exp Bot*, 99, 111–123. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2013.11.005>

31. Kopilov, E., Kyslynska, A., Nadkernychna, O., & Tsekhmister, H. (2020). Formation and functioning of *Chaetomium cochliodes* / *Fagopirum esculentum* endophytic association. *JMBFS*, 10(2), 190–196. <https://doi.org/10.15414/jmbfs.2020.10.2.190-196>

32. Kopilov, E., Kyslynska, A., Nadkernychna, O., Tsekhmister, H., & Horban, V. (2021). Histological examination of endophytic *Chaetomium cochliodes* Palliser fungus localization in healthy tissues of agricultural crop roots. *Agriculture and Natural Resources*, 55(4), 507–514.

33. Kots, S. Ya., Hryshchuk, O. O. (2015). Fito-hormony u formuvanni ta funktsionuvanni symbiotychnykh vzaiemovidnosyn bobovykh roslyn i bulbochkovykh bakterii [Phytohormones in the formation and functioning of symbiotic relationships between leguminous plants and nodule bacteria]. *Fyziolohiya rastenyi y henetyka — Plant physiology and genetics*, 47(3), 197–206.

34. Bilay, V. I. (Ed.). (1982). *Metody eksperimentalnoy mikologii* [Methods of experimental mycology]. Kiev: Naukova dumka [In Russian].

35. Stone, J. K., Bacon, C. W., & White, J. F. Endophytic fungi. In G. M. Mueller, G. F. Bills, M. S. Foster (Eds.). *Biodiversity of Fungi: Inventory and Monitoring Methods*, 55 (pp. 282–283). Burlington: Elsevier Academic Press.

36. Bilay, V. I. (Ed.). (1977). *Fuzarii* [Fusaria]. Kiev: Naukova dumka [In Russian].

37. Pidoplichko, N. M. (1977). *Griby-parazity kul'turnykh rastenyi* [Parasitic fungi of cultivated plants]. Vol. 1. Kiev: Naukova dumka [in Russian].

38. Pidoplichko, N. M. (1977). *Griby-parazity kul'turnykh rastenyi* [Parasitic fungi of cultivated plants]. Vol. 2. Kiev: Naukova dumka [in Russian].

39. Pidoplichko, N. M. (1978). *Griby-parazity kul'turnykh rastenyi* [Parasitic fungi of cultivated plants]. Vol. 3. Kiev: Naukova dumka [in Russian].

40. Pidoplichko, N. M. (1972). *Penitsilly* [Penicillium]. Kiev: Naukova dumka [in Russian].

41. Mil'ko, A. A. (1974). *Opredelitel' muko-*

ral'nykh gribov [Determinant of mucoral fungi]. Kiev: Naukova dumka [in Russian].

42. Berestetskyi, O. O. (1972). Prosty metod vyivlennia fitotoksychnykh rehovyn, utvoriuvanykh mikroorhanizmamy [A simple method for detecting phytotoxic substances created by microorganisms]. *Mikrobiolohichniy zhurnal — Microbiological Journal*, 34(6), 798–799.

43. Lee, H. B., Patriarca, A., & Magan, N. (2015). *Alternaria* in Food: Ecophysiology, Mycotoxin Production and Toxicology. *Mycobiology*, 43(2), 93–106. <https://doi.org/10.5941/MYCO.2015.43.2.93>

44. Alexander, J., Benford, D., Boobis, A., Cecatelli, S., Cottrill, B., Cravedi, J.-P. ... van Leeuwen, R. (2011). EFSA Panel on Contaminants in the Food Chain (CONTAM). Scientific opinion on the risks for animal and public health related to the presence of *Alternaria* toxins in feed and food. *EFSA J*, 9. <https://doi.org/10.2903/j.efsa.2011.2407>

45. Impullitti, A. E., Malvick, D. K. (2013). Fungal endophyte diversity in soybean. *J Appl Microbiol*, 114(5), 1500–1506. <https://doi.org/10.1111/jam.12164>

46. Khan, A. L., Hamayun, M., Kim, Y.-H., Kang, S.-M., & Lee, I.-J. (2011). Ameliorative symbiosis of endophyte (*Penicillium funiculosum* LHL06)

under salt stress elevated plant growth of *Glycine max* L. *Plant Physiol Biochem*, 49(8), 852–861. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2011.03.005>

47. Yang, H., Ye, W., Ma, J., Zeng, D., Rong, Z., Xu, M. ... Zheng, X. (2018). Endophytic fungal communities associated with field-grown soybean roots and seeds in the Huang-Huai region of China. *Peer J*, 6. <https://doi.org/10.7717/peerj.4713>

48. Adamenko, O. P. (2015). Vydovyi sklad zbudnykiv fuzariozu soi ta yikh patohennist [Species composition of pathogens of soy fusarium and their pathogenicity]. *Visnyk Tsentru naukovoho zabezpechennia APV Kharkivskoi oblasti — Bulletin of the Center for Scientific Support of the APV of Kharkiv region*, 18, 5–12 [in Ukrainian].

49. Arias, M. M. D., Leandro, L. F., & Munkvold, G. P. (2013). Aggressiveness of *Fusarium* species and impact of root infection on growth and yield of soybeans. *Phytopathology*, 103(8), 822–832. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-08-12-0207-R>

50. Wheeler, D. L., Sung Dung, J. K., & Johnson, D. A. (2019). From pathogen to endophyte: an endophytic population of *Verticillium dahliae* evolved from a sympatric pathogenic population. *New Phytol*, 222(1), 497–510. <https://doi.org/10.1111/nph.15567>

Received 14.07.2022