

ВПЛИВ ГРИБІВ РОДУ *PENICILLIUM*, ІЗОЛЬОВАНИХ З КОРЕНІВ СОЇ, НА СИМБІОТИЧНУ СИСТЕМУ «*GLYCINE MAX – BRADYRHIZOBIUM JAPONICUM*» ТА ПРОДУКТИВНІСТЬ КУЛЬТУРИ

О. О. Шаховніна, О. В. Надкернична, А. В. Горбаток

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

Мета. Ідентифікувати нові штами ендоефітних грибів роду *Penicillium* за морфолого-культуральними властивостями, дослідити їхній вплив на симбіотичну систему «*Glycine max – Bradyrhizobium japonicum*» і продуктивність сої. **Методи.** Мікробіологічні (культивування ендоефітних грибів, отримання суспензій спор, визначення титру спор у суспензіях, світлова мікроскопія), газохроматографічний (визначення нітрогеназної активності бульбочок сої), вегетаційного і польового дрібноділянкового дослідів (дослідження впливу ендоефітних грибів на симбіотичні та морфометричні показники рослин сої та урожайність культури за вирощування на дерново-підзолистому ґрунті), статистичні. **Результати.** За морфолого-культуральними характеристиками нових штамів ендоефітних грибів роду *Penicillium* встановлено їхню належність до видів *P. funiculosum* Thom, *P. variable* Sopp, *P. glaucolanosum* Chalabuda, *P. steckii* Zaleski. За умов вегетаційного дослідження показано позитивний вплив досліджуваних штамів на симбіотичні показники сої. Виявлено тенденцію до підвищення кількості бульбочок проти контролю у всіх варіантах, збільшення маси бульбочок у варіантах з обробкою насіння сої спорами *P. variable* 20173 і *P. funiculosum* 20312 на 28,4 % і 36,4 % відповідно, підвищення нітрогеназної активності бульбочок на 29,8–38,5 % у варіантах із застосуванням *P. steckii* 2204, *P. glaucolanosum* 20401, *P. variable* 20173. Результати дослідження симбіотичних показників сої за умов польового дослідження загалом підтвердили відповідні дані вегетаційного дослідження. Інокуляція насіння сої спорами ендоефітних грибів роду *Penicillium* сприяла підвищенню морфометричних показників рослин: висоти — на 4,6–6,2 см у всіх варіантах дослідження; надземної маси висушених рослин — на 11,1–19,0 % за обробки *P. steckii* 2204, *P. glaucolanosum* 20401, *P. variable* 20173; маси сухих коренів — на 13,2 % і 18,4 % від застосування *P. funiculosum* 20312 і *P. variable* 20173. Результати польового дослідження засвідчили позитивний вплив нових штамів ендоефітних грибів на урожайність сої: за інокуляції насіння сої *P. variable* 20173, *P. funiculosum* 20312 та *P. steckii* 2204 приріст зернової продуктивності становив у середньому від 11,8 % до 17,3 %. Маса 1000 зерен підвищувалася на 3,8–5,1 % у варіантах з використанням *P. variable* 20173, *P. glaucolanosum* 20401, *P. steckii* 2204. **Висновки.** З тканин коренів сої виділено ендоефітні гриби роду *Penicillium*, які належать до видів *P. funiculosum*, *P. variable*, *P. glaucolanosum*, *P. steckii*. Встановлено, що ендоефітні гриби роду *Penicillium* позитивно впливають на функціонування симбіотичної системи «*Glycine max – Bradyrhizobium japonicum*» та продуктивність сої.

Ключові слова: гриби-ендоефіти роду *Penicillium*, соя, морфолого-культуральні властивості, симбіотичні і морфометричні показники, нітрогеназна активність, урожайність.

Вступ. Явище ендоефітії привертає увагу дослідників вже кілька десятиліть. Термін «ендоефіти» використовується для позначення мікроорганізмів, які колонізують внут-

рішні тканини рослин, не викликаючи помітних змін в їхніх органах. Ендоефітні гриби дуже різноманітні філогенетично і знайдені у всіх вивчених на сьогодні наземних

рослинах [1; 2]. Вони населяють всі органи рослин, зокрема здорові тканини стебел, ко-ру, коріння, гілки, листя, черешки, квіти, насіння і плоди.

Тісна взаємодія гриба-ендофіта і росли-ни-господаря надає низку переваг обом пар-тнерам. Розвиваючись у рослинних ткани-нах, ендоефіти стикаються з меншою конку-ренцією за поживні речовини та більш захищені від несприятливих змін середовища, які відбуваються у ризосфері або філо-сфері. Крім того, рослина-господар бере участь у вертикальному шляху передачі ен-дофітів, тобто їх надходженні у насіння, з якого згодом розвивається наступне поко-ління рослин [3]. Зі свого боку ендоефіти продукують фітогормональні речовини різ-ної природи, що сприяє підвищенню біомаси та інших ростових характеристик рослин [4–6], здатні позитивно впливати на вміст хло-рофілів у листках [4; 7] та активність фото-синтетичного апарату [8], поліпшувати фос-форне та азотне живлення рослин [9; 10] та забезпечувати їхню стійкість до абіотичного та біотичного стресів [6; 11; 12].

Аналіз останніх досліджень та публі-кацій. Із літературних джерел відомо, що ендоефітами рослин сої є представники бага-тьох родів грибів, здебільшого *Fusarium* [13–18], *Penicillium* [4; 7; 13; 16], *Cladosporium* [13–15], *Phoma* [14; 15; 18], *Trichoderma* [14; 16; 19], *Chaetomium* [13; 20; 21], *Alternaria* [13; 14; 18], *Aspergillus* [13; 16], *Acremonium* [13; 16], *Colletotrichum* [13; 15], *Ampelomyces* [15; 20], *Scopulariopsis* [13; 17].

Серед грибів-ендофітів, виділених нами з коренів рослин сої, за кількістю виділених ізолятів переважали представники роду *Penicillium* [22].

Рід *Penicillium* Link:Fr, що налічує понад 200 видів, відомий передусім як джерело одержання антибіотиків різної хімічної при-роди. Проте можливості використання пені-цилів є значно ширшими. Так, Toghueo & Wooyon в оглядовій статті [23] повідомляють, що описано понад 280 біологічно активних речовин, які продукуються грибами-ендофі-тами роду *Penicillium*. Вони проявляють ан-тимікробну, противірусну, інсектицидну, антиоксидантну, антагоністичну, фітогормо-нальну, ферментативну активності.

Згідно з даними літературних джерел, найбільш вивченими ендоефітами сої, які на-

лежать до роду *Penicillium*, є представники видів *P. funiculosum* [5–7; 24–26].

Дослідження ендоефітних штамів *P. funi-culosum*, проведені зарубіжними та українсь-кими дослідниками, присвячено, насамперед, вивченню їхньої дії на рослини сої за умов сольового стресу або забруднення ґрунту важкими металами. Показано позитивний вплив *P. funiculosum* на схожість сої, ростові характеристики рослин (довжину паростків та коренів, надземну масу та масу коренів сирих і висушених рослин, площу листків, вміст у них хлорофілів) [7; 26]. Встановлено, що за умов абіотичного стресу в тканинах рослин, інокульованих *P. funiculosum*, зни-жується рівень абсцизової кислоти, високий вміст якої є маркером стресового стану рос-лин, а також посилюється біосинтез ізофла-вонів [6; 7]. Показано, що штами *P. funicu-losum* здатні продукувати фітогормони аук-синової (індолил-3-оцтову кислоту) [5; 7], гі-берелінової (ГК₁, ГК₃, ГК₄, ГК₇ та ГК₉) [6; 7], цитокінінової природи (зеатин) [5]. Поряд з іншими властивостями *P. funicu-losum* встановлено здатність *P. funiculosum* до розчинення трикальційфосфату [7]. Нау-ковцями Інституту мікробіології і вірусоло-гії ім. Д. К. Заболотного НАН України оха-рактеризовано целюлазну та ксиланазну ак-тивності ендоефітних штамів *P. funiculo-sum* [25]. Показано, що ендоефітні штами *P. funiculosum* проявляли помірну целюлаз-ну, низьку та помірну ксиланазну активності проти ґрунтових штамів, які відзначалися широким спектром целюлазної активності та винятково високою ксиланазною активністю.

Khan et al. [4] досліджено вплив на рос-лини сої ендоефіта ще одного виду, який сприяє пом'якшенню негативних наслідків сольового стресу. Взаємодія *P. minioluteum* з рослинами забезпечувала підвищення рос-тових характеристик сої, як за нормальних умов, так і за сольового стресу. Зафіксо-вано зниження вмісту ендоегенної абсцизової та підвищення вмісту саліцилової кислоти, а також посилення синтезу флавоноїдів да-їдзеїну та геністеїну в рослинах, оброблених ендоефітом. *P. minioluteum* відзначався здат-ністю синтезувати гіберелові кислоти ГК₄ та ГК₇.

Гриб *P. stekii* виділено Kim et al. [27] під час дослідження ендоефітної мікобіоти насіння сої. Вивчення антагоністичних властивостей

P. stekii методом дуальних культур показало обмеження розвитку фітопатогенів *Septoria glycines* та *Diaporthe eres* на 60–80 %. Проте позитивного впливу *P. stekii* на схожість насіння, завчасно обробленого спорами патогенів, а також на морфометричні показники рослин за умов вегетаційного досліду, виявлено не було [28].

У науковій літературі відсутні дані про ендоефіти сої, які належать до виду *P. variable*. У роботі Shao et al. [29] повідомляється про ендоефіт цього виду, ізольований з коренів рослин *Aconitum vilmorinianum*. Зазначений гриб здатний продукувати азафілони — метаболіти, відомі як грибні пігменти або грибні полікетиди, що характеризуються антимікробною, антиоксидантною, протизапальною дією та здатні інгібувати активність деяких ферментів [30]. Інший описаний у літературі штам *P. variable* характеризується високою здатністю до синтезу ферменту глюкозооксидази — глікопротеїну, який каталізує окиснення β -D-глюкози до глюконової кислоти і перекису водню [31]. Глюконова кислота, утворювана внаслідок цього перетворення, відіграє важливу роль у розчиненні мінеральних фосфатів [32]. У статті Ao et al. [33] показана здатність *P. variable* продукувати ферменти з полігалактуроназою, пектин-транселіміназою та пектин-метилестеразою активністю за вирощування в рідких живильних середовищах, що містять пектинові речовини як єдине джерело вуглецю.

Становить також інтерес наявність у циклі розвитку *P. variable* статевої стадії (телеоморфи), що має назву *Talaromyces variabilis*. Halo et al. [12] показали ефективність ендоефітних штамів *T. variabilis*, ізольованих з рослин *Rhazia stricta* та *Zygophyllum coccineum*, проти збудника пітіозу огірків та томатів *Pythium aphanidermatum*. Метаболіти *T. variabilis* 48P та 28R, до складу яких входять глюканаза, целюлаза і сидерофори, спричиняють «витікання» клітин фітопатогена та пригнічення вироблення ним ооспор.

Представники виду *P. glauco-lanosum*, як і виду *P. variable*, не описані в науковій літературі як ендоефіти сої, відомості про асоціації пеніцилів зазначеного виду з іншими сільськогосподарськими культурами також практично відсутні у доступних джерелах. Згадка про вид *P. glauco-lanosum* є у роботі

Nicoletti et al. [34], автори проводили селекцію перспективних антагоністів збудників корневих гнилей (*Pythium ultimum*, *Rhizoctonia solani*, *Fusarium* spp.) люпину білого серед представників ризосферної мікобіоти цієї культури. Одержані результати показали, що ізоляти *P. glauco-lanosum* дещо інгібують розвиток фітопатогенів, але не проявляють стратегію мікопаразитизму щодо них.

Аналіз джерел наукової літератури засвідчив, що гриби-ендоефіти роду *Penicillium* мають низку корисних властивостей і є перспективними для використання в сільському господарстві.

Метою нашої роботи було ідентифікувати нові штами ендоефітних грибів роду *Penicillium* до видів за морфолого-культуральними властивостями, дослідити їхній вплив на симбіотичну систему «*Glycine max* – *Bradyrhizobium japonicum*» і продуктивність сої.

Матеріали та методи. Культурально-морфологічні ознаки нових штамів ендоефітних грибів роду *Penicillium* вивчали на агаризованому середовищі Чапека-Докса. Ідентифікацію пеніцилів проводили за відповідним для цієї систематичної групи визначником [35].

Симбіотичні показники рослин сої (кількість, масу та нітрогеназну активність бульбочок) вивчали за умов вегетаційного та дрібноділянкового польового дослідів під час фази цвітіння. Нітрогеназну активність визначали ацетиленовим методом [36]. Корені рослин з бульбочками поміщали у флакони місткістю 100 см³, вводили ацетилен у кількості 10 % від об'єму газової фази флакона. Після експозиції зразків з ацетиленом упродовж однієї години відбирали проби і аналізували їх на газовому хроматографі «Chrom-5» з полум'яно-іонізаційним детектором, визначаючи кількість етилену, що утворився під час інкубації [37].

Збирання та облік урожаю проводили прямим методом (зважування продукції з облікової ділянки).

Веgetаційний і дрібноділянковий польовий досліди проводили на дерново-середньопідзолистому пилувато-супіщаному ґрунті, 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 P_2O_5 , обмінного калію (за Кірсановим) — 120–130 мг K_2O на 1 кг ґрунту; $pH_{\text{сол.}}$ — 5,2, $pH_{\text{вод.}}$ — 6,0. У дослідях використовували насіння сої сорту Арніка.

Вегетаційний дослід проводили у вегетаційному будиночку. Вологість ґрунту підтримували на рівні 60 % від повної вологоємності. Повторність дослідів — п'ятиразова. Окрім симбіотичних показників, у вегетаційному досліді визначали також морфометричні показники рослин сої, а саме: висоту, надземну масу і масу коренів рослин після висушування.

Дрібноділянковий польовий дослід проводили на дослідній ділянці Інституту сільськогосподарської мікробіології та агропромислового виробництва НААН. Спосіб сівби — широкорядний, з міжряддям 40 см. Норма висіву — 700 тис. схожих насінин на 1 га. Площа облікової ділянки — 1 м^2 , повторність дослідів — чотириразова, розміщення ділянок — рендомізоване.

З метою одержання спор мікроміцетів для передпосівної обробки насіння ендofітні гриби роду *Penicillium* вирощували на суцільному агарі упродовж 10 діб. Насіння обробляли суспензіями спор із розрахунку 1,5 % від маси насіння. Інокуляційне навантаження становило 1×10^5 спор на одну насінину.

Схема вегетаційного і дрібноділянкового польового дослідів:

1. Контроль (змочування насіння стерильною водогінною водою із розрахунку 1,5 % від маси насіння).

2. Обробка насіння *P. funiculosum* 20312.

3. Обробка насіння *P. variable* 20173.

4. Обробка насіння *P. glaucolanosum* 20401.

5. Обробка насіння *P. stekii* 2204.

Експериментальні дані статистично оброблено з використанням Microsoft Office

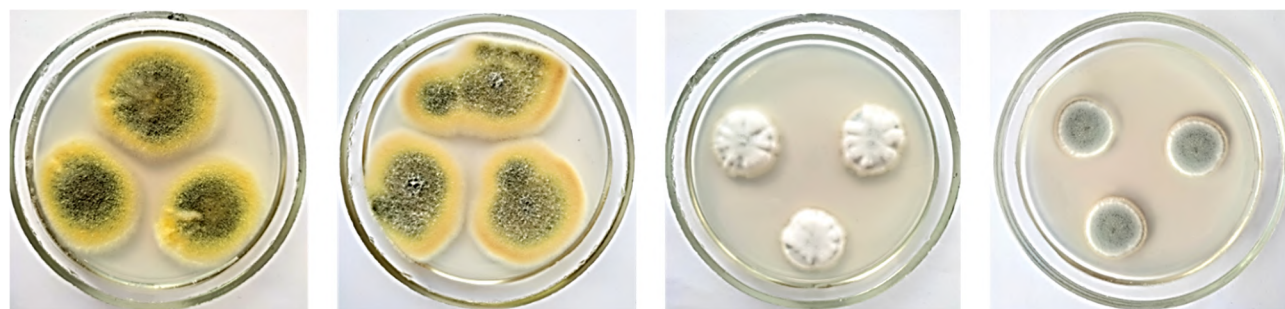
Excel 2016.

Результати та їх обговорення.

Як свідчать отримані результати, колонії *Penicillium* sp. 20312 складаються з твердого базального сплетіння міцелію з добре помітними тяжами гіфів. Міцелій має жовте, а зона спороношення — насичено-зелене забарвлення (рис. 1). На зворотному боці колонії жовті, з часом набувають густо-червоного забарвлення. Конідиеносці — 2,5–3,0 мкм, гладенькі. Китички двох'ярусні, симетричні. Метулі — $8\text{--}9 \times 1,8\text{--}2,2$ мкм, по 10–12 у китичці. Конідії — від еліптичних до кулястих, 3,0 мкм у діаметрі, гладенькі. Фіаліди (стеригми) мають розміри $11,0 \times 2,0\text{--}2,5$ мкм. За описаними властивостями встановлено належність зазначеного штаму до виду *P. funiculosum* Thom.

Колонії *Penicillium* sp. 20173 складаються з міцного повстяного міцелію, гриб спороносить у жовто-зелених тонах (рис. 1). На зворотному боці забарвлення колоній жовто-помаранчеве. За запахом *Penicillium* sp. 20173 нагадує водорості. Конідиеносці розмірами $20,0 \times 2,0$ мкм відходять від повстинного сплетіння, гладенькі. Китички двоярусні, симетричні. Метулі, зібрані по 6–8 в одному пучку, розмірами $10,0 \times 2,0$ мкм. Конідії майже кулясті, $2,0 \times 1,8$ мкм, в ланцюжках, які переплітаються. Вищеописані властивості дали змогу встановити належність зазначеного штаму до виду *P. variable* Sopp.

Колонії *Penicillium* sp. 20401 слабо пухнасті, білі, ростуть обмежено (рис. 1), на зворотному боці безбарвні. Конідиеносці $25,0 \times 3,0$ мкм відходять від гіфів, що стеляться. Стеригми — $11,5 \times 2,5$ мкм, зібрані по 4 в пучку. Конідії спочатку еліптичні, потім кулясті, $3,0 \times 4,0$ мкм, гладенькі, безбарвні. Цей штам належить до виду *P. glaucolanosum* Chalabuda.



P. funiculosum 20312

P. variable 20173

P. glaucolanosum 20401

P. stekii 2204

Рис. 1. Колонії грибів роду *Penicillium*, ізольованих з коренів рослин сої, агар Чапека-Докса, 10-та доба культивування.

Колонії *Penicillium* sp. 2204 обмежено розвиваються на середовищі Чапека, складаються з міцного сплетіння гіфів, оксамитові з тонкою білою облямівкою 1–2 мм завширшки (рис. 1). Конідієносна зона сірувато-зеленувата. На зворотному боці спочатку жовтуваті, пізніше оливково-жовті. Конідієносці рясні, відходять від субстрату, гладенькі, 2,8–3,0 мкм. Китички двоярусні, складаються з 3–5 метулів розмірами 11,0×2,8–3,0 мкм. Фіаліди (стеригми) по 8–10 у пучках, розмірами 6,0–8,0×1,5–2,0 мкм, однакові по всій довжині. Конідії кулясті, 2,8–3,0 мкм, гладенькі. Встановлено належність вищеписаного штаму до виду *P. steckii* Zaleski.

Отже, вивчення морфолого-культуральних властивостей чотирьох нових штамів пеніцилів дало змогу встановити їх належність до видів *P. funiculosum* Thom, *P. variable* Sopp, *P. glaucu-lanosum* Chalabuda, *P. steckii* Zaleski.

Дослідження впливу нових штамів пеніцилів на симбіотичну систему *Glycine max* – *Bradyrhizobium japonicum* за умов вегетаційного дослідження засвідчило тенденцію до збільшення кількості бульбочок на коренях інокульованих рослин (рис. 2 А). У варіантах з обробкою насіння спорами ендоефітних грибів *P. funiculosum* 20312 та *P. variable* 20173 зафіксовано найвищі показники — 20 і 18 од. на одну рослину відповідно проти 15 од. у контрольному варіанті. Маса бульбочок у зазначених варіантах достовірно збільшувалася на 36,4 % та 28,4 %, як порівняти з контролем (рис. 2 Б). Найбільш важливим показником ефективності симбіотичної системи є здатність бульбочок фіксувати молекулярний азот. Нітрогеназна активність (НА) бульбочок достовірно підвищувалася за використання *P. steckii* 2204 на 29,8 %, *P. glaucu-lanosum* 20401 — 37,9 %, *P. variable* 20173 — 38,5 %. У варіанті з обробкою насіння сої *P. funiculosum* 20312 відзначили лише тенденцію до підвищення НА бульбочок (рис. 2 В).

З літератури відомо, що фітогормони здійснюють прямий або опосередкований вплив на нодуляцію і симбіотичну азотфіксацію бобових рослин [38]. Причому дія екзогенних регуляторів росту на симбіотичну систему може бути дуже відчутною. Так, науковці вважають, що в регуляції процесів клітинного поділу, який ініціює утворення корневих бульбочок, ризобіальні цитокініни

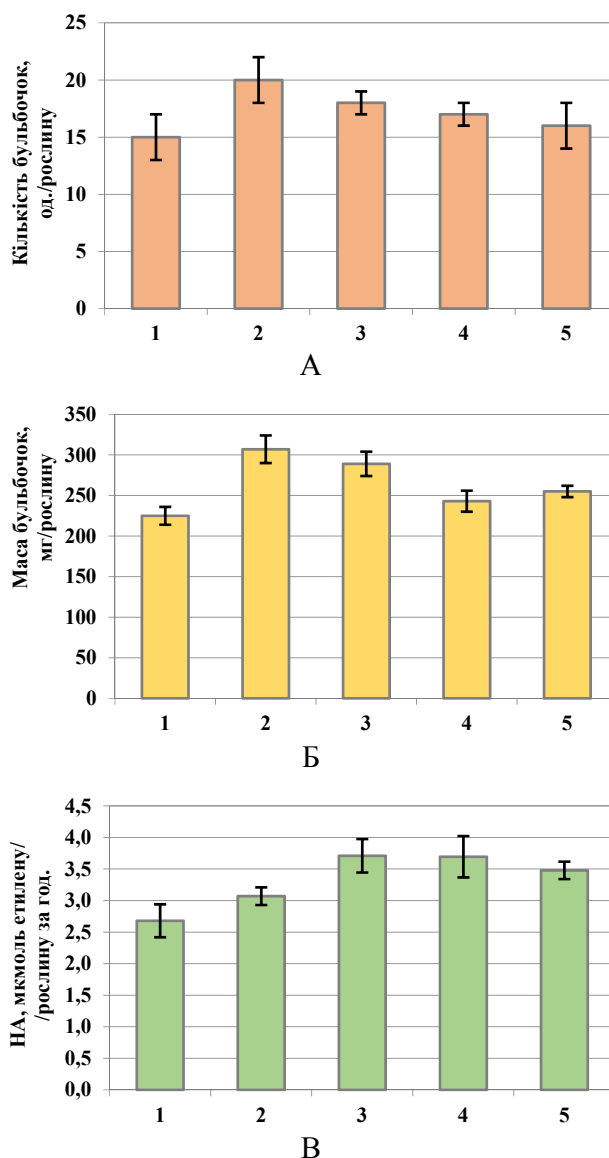


Рис. 2. Вплив грибів роду *Penicillium* на симбіотичні показники (А — кількість, Б — масу, В — нітрогеназну активність бульбочок) сої сорту Арніка (вегетаційний дослід):

1 — Контроль (вода), 2 — *P. funiculosum* 20312, 3 — *P. variable* 20173, 4 — *P. glaucu-lanosum* 20401, 5 — *P. steckii* 2204.

відіграють важливу роль поряд із рослинними [39; 40]. Встановлено прямий зв'язок між вмістом зеатину, що продукується ризобіями *in vitro*, та азотфіксувальною активністю симбіозу, сформованого за їхньої участі [41]. Показано, що екзогенне застосування цитокінінів підвищує нітрогеназну активність у бульбочках на всіх етапах їхнього розвитку [42]. Попри те, що існування безпосереднього зв'язку між вмістом ІОК в бульбочках та їхньою здатністю до азотфіксації остаточно не доведено, Spaeren et al. [43] встановлено,

що залучення додаткового шляху синтезу ауксину ризобіями спричинює утворення бульбочок більших розмірів, підвищення їхньої ацетиленвідновлювальної активності та сповільнює їх старіння. Дані про вплив гіберелових кислот на активність симбіотичної азотфіксації неоднозначні [44]. Коць і Гришук [41] показали, що здатність до біосинтезу гіберелінів не пов'язана із симбіотичними характеристиками бульбочкових бактерій. Згідно з результатами досліджень Swaraj & Garg, застосування екзогенних гіберелінів не спричинювало підвищення азотфіксувальної активності, але дещо збільшувало кількість і масу бульбочок [45]. Проте дані Zhang et al. [46] свідчать про те, що застосування ГКз для обробки сої посилює нодуляцію і накопичення азоту на початку фази формування бобів.

Результати наших попередніх досліджень засвідчили, що чотири відібрані штами пеніцилів-ендофітів сої, представлені в цій роботі, є активними продуцентами рістстимулювальних речовин [22]. Якісний та кіль-

кісний склад фітогормональних речовин, утворених досліджуваними штамми, потребує детального вивчення, але можна припустити, що зафіксоване нами підвищення симбіотичних показників сої зумовлене саме їхнім впливом.

Інокуляція насіння сої спорами ендоефітних грибів роду *Penicillium* впливала не тільки на симбіотичні, але й на морфометричні показники (висоту, надземну масу і масу коренів) рослин (табл. 1).

Показано, що всі досліджувані штами пеніцилів сприяли достовірному підвищенню висоти інокульованих рослин. Різниця між контрольними та інокульованими рослинами була помітна вже починаючи з 14-ї доби (рис. 3 А) і зберігалася надалі (рис. 3 Б). На момент завершення вегетаційного дослідження висота рослин за передпосівної обробки спорами пеніцилів становила 49,8–51,4 см проти 45,2 см у контрольному варіанті (табл. 1).

Надземна маса висушених рослин за передпосівної обробки *P. stekii* 2204, *P. glaucu-lanosum* 20401, *P. variabile* 20173 досто-

Таблиця 1. Вплив ендоефітних грибів роду *Penicillium* на морфометричні показники рослин сої сорту Арніка (вегетаційний дослід, 35-та доба)

| Варіанти досліджу | Висота рослин, см | Надземна маса висушених рослин, г | Маса коренів висушених рослин, г |
|--------------------------------|-------------------|-----------------------------------|----------------------------------|
| Контроль (вода) | 45,2 ± 0,9 | 1,26 ± 0,02 | 0,38 ± 0,02 |
| <i>P. funiculosum</i> 20312 | 49,8 ± 1,4 | 1,36 ± 0,05 | 0,43 ± 0,01 |
| <i>P. variabile</i> 20173 | 50,5 ± 1,9 | 1,50 ± 0,06 | 0,45 ± 0,01 |
| <i>P. glaucu-lanosum</i> 20401 | 50,2 ± 1,8 | 1,43 ± 0,06 | 0,41 ± 0,01 |
| <i>P. stekii</i> 2204 | 51,4 ± 1,2 | 1,40 ± 0,01 | 0,40 ± 0,01 |

Примітка: достовірне підвищення показників проти контролю виділено напівжирним шрифтом.



Рис. 3. Вплив *P. variabile* 20173 на висоту і накопичення надземної маси рослин сої сорту Арніка (вегетаційний дослід): А — 14-та доба дослідження, Б — 21-ша доба дослідження; на кожному фото: ліворуч — контрольний варіант, праворуч — інокуляція *P. variabile* 20173.

вірно підвищувалася на 11,1–19,0 % (табл. 1). Достовірне збільшення маси сухої речовини коренів було зафіксовано у варіантах з обробкою насіння сої *P. funiculosum* 20312 та *P. variable* 20173 і становило, відповідно, 13,2 % та 18,4 % (табл. 1).

На рис. 4 представлено корені рослин сої за дії штамів ендоефітних грибів *P. funiculosum* 20312 та *P. variable* 20173 на момент завершення вегетаційного дослідження.

Результати дослідження симбіотичних показників сої за умов дрібноділянкового польового дослідження загалом підтвердили дані вегетаційного дослідження (рис. 5). Так, зберігалася тенденція до збільшення кількості бульбочок на коренях рослин сої за передпосівної обробки спорами грибів-ендоефітів роду *Penicillium* (рис. 5 А). У той час як у контрольному варіанті формувалося в середньому 28 бульбочок на одну рослину, у дослідних варіантах цей показник становив 34–40 од. Як і у вегетаційному дослідженні, найвищу кількість бульбочок зафіксовано у варіантах з використанням *P. funiculosum* 20312 та *P. variable* 20173. *P. variable* 20173 забезпечив достовірний приріст маси бульбочок на 49,1 % проти контролю, в решті варіантів відзначали тенденцію до підвищення цього показника (рис. 5 Б). Зберігався і позитивний вплив на нітрогеназну активність бульбочок, що правда він був не настільки відчутним, як у вегетаційному дослідженні: у варіантах з обробкою *P. funiculosum* 20312, *P. variable* 20173 і *P. glaucolanosum* 20401 спостерігали тенденцію до підвищення НА на 13,6–22,5 %,

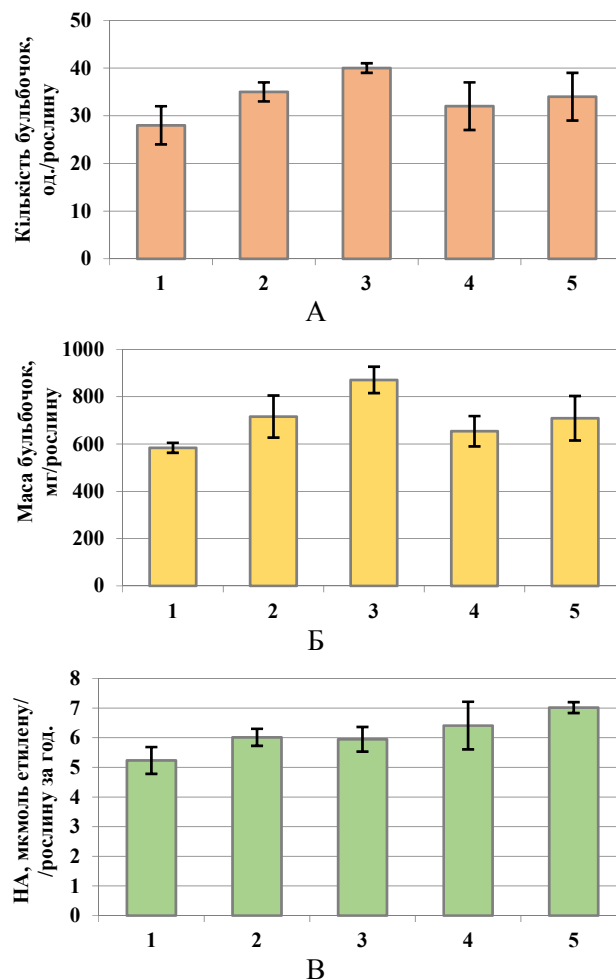


Рис. 5. Вплив грибів роду *Penicillium* на симбіотичні показники (А — кількість, Б — масу, В — нітрогеназну активність бульбочок) сої сорту Арніка (дрібноділянковий польовий дослід):

1 — Контроль (вода), 2 — *P. funiculosum* 20312, 3 — *P. variable* 20173, 4 — *P. glaucolanosum* 20401, 5 — *P. stekii* 2204.



Рис. 4. Вплив ендоефітних грибів *P. funiculosum* 20312 та *P. variable* 20173 на формування коренів рослин сої сорту Арніка (вегетаційний дослід, 35-та доба).

у варіанті з використанням *P. stekii* 2204 цей показник достовірно підвищувався на 34,1 % проти контролю (рис. 5 В). Цей факт можна пояснити впливом багатьох неконтрольованих факторів навколишнього середовища.

Передпосівна обробка насіння новими штамми ендоефітних грибів роду *Penicillium* сприяла підвищенню урожайності та маси 1000 насінин сої сорту Арніка (табл. 2). Так, за інокуляції насіння сої *P. variable* 20173, *P. funiculosum* 20312 та *P. stekii* 2204 приріст зернової продуктивності становив у середньому від 11,8 % до 17,3 %. Ендоефітний гриб *P. glauco-lanosum* 20401 істотно не вплинув на зазначений показник. Крупність зерна, що визначається показником маси 1000 зерен, підвищувалася на 3,8–5,1 % у варіантах з обробкою насіння спорами *P. variable* 20173, *P. glauco-lanosum* 20401, *P. stekii* 2204 й істотно не змінювалася у варіанті з *P. funiculosum* 20312.

Таблиця 2. Вплив ендоефітних грибів роду *Penicillium* на урожайність і масу 1000 зерен сої сорту Арніка (дрібnodілянковий польовий дослід, 2023 р.)

| Варіанти досліджу | Урожайність, т/га | Маса 1000 зерен, г |
|--------------------------------|-------------------|--------------------|
| Контроль (вода) | 2,65 | 126,83 |
| <i>P. funiculosum</i> 20312 | 2,97 | 127,84 |
| <i>P. variable</i> 20173 | 2,96 | 131,64 |
| <i>P. glauco-lanosum</i> 20401 | 2,68 | 132,00 |
| <i>P. stekii</i> 2204 | 3,11 | 133,35 |
| НІР _{0,05} | 0,26 | 3,67 |

Примітка: достовірне підвищення показників проти контролю виділено напівжирним шрифтом.

Висновки. З тканин коренів сої виділено ендоефітні гриби роду *Penicillium*, які належать до видів *P. funiculosum*, *P. variable*, *P. glauco-lanosum*, *P. stekii*. Здатність до ендоефітії у корені рослин сої представників видів *P. variable* та *P. glauco-lanosum* нами показано вперше.

Уперше також показано здатність ендоефітних штамів грибів роду *Penicillium* позитивно впливати на функціонування симбіотичної системи «*Glycine max* – *Bradyrhizobium japonicum*» та продуктивність сої.

ЦИТОВАНА ЛІТЕРАТУРА

- Zimmerman N. B., Vitousek P. M. Fungal endophyte communities reflect environmental structuring across a Hawaiian landscape. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2012. № 109(32). P. 13022–13027. <http://doi.org/10.1073/pnas.1209872109>
- Rashmi M., Kushveer J., Sarma V. A world-wide list of endophytic fungi with notes on ecology and diversity. *Mycosphere*. 2019. № 10. P. 798–1079. <http://dx.doi.org/10.5943/mycosphere/10/1/19>
- Aly A. H., Debbab A., Proksch P. Fungal endophytes: unique plant inhabitants with great promises. *Appl Microbiol Biotechnol*. 2011. № 90. P. 1829–1845. <https://doi.org/10.1007/s00253-011-3270-y>
- Khan A. L., Hamayun M., Ahmad N., Husain J., Kang S.-M., Kim Y.-H. ... Lee I.-J. Salinity stress resistance offered by endophytic fungal interaction between *Penicillium minioluteum* LHL09 and *Glycine max*. L. *J Microbiol Biotechnol*. 2011. № 21(9). P. 893–902. <https://doi.org/10.4014/jmb.1103.03012>
- Юр'єва О. М., Драговоз І. В., Леонова Н. О., Білявська Л. О., Сирчін С. О., Курченко І. М. Біосинтез фітогормонів штамми *Penicillium funiculosum* з різних екологічних ніш. *Мікробіологічний журнал*. 2018. Т. 80, № 2. С. 44–55. <https://doi.org/10.15407/microbiolj80.02.044>
- Bilal S., Shahzad R., Khan A. L., Al-Harrasi A., Kim C. K., Lee I.-J. Phytohormones enabled endophytic *Penicillium funiculosum* LHL06 protects *Glycine max* L. from synergistic toxicity of heavy metals by hormonal and stress-responsive proteins modulation. *J Hazard Mater*. 2019. № 379. 120824. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2019.120824>
- 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, Is. 8. P. 852–861. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2011.03.005>
- 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, Is. 1. P. 31–82. <https://doi.org/10.5943/cream/2/1/3>
- 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>
- 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, Is. 1. P. 1–3.
- 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>
12. Halo B. A., Al-Yahyai R., Maharachchikumbura S., Al-Sadi A. *Talaromyces variabilis* interferes with *Pythium aphanidermatum* growth and suppresses *Pythium*-induced damping-off of cucumbers and tomatoes. *Scientific reports*. 2019. № 9. 11255. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-47736-x>
13. Pimentel I. C., Glienke-Blanco C., Gabardo J., Makowiecky Stuart R., Azevedo J. L. Identification and colonization of endophytic fungi from soybean (*Glycine max* (L.) Merrill) under different environmental conditions. *Braz. arch. biol. technol.* Vol. 49, № 5. P. 705–711. <https://doi.org/10.1590/S1516-89132006000600003>
14. Impullitti A. E., Malvick D. K. Fungal endophyte diversity in soybean. *J Appl Microbiol.* 2013. Vol. 114, Is. 5. P. 1500–1506. <https://doi.org/10.1111/jam.12164>
15. 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*. *Microbiol Res.* 2015. № 181. P. 84–92. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2015.05.010>
16. 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, Is. 2. P. 101–105.
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, Is. 2. P. 154–160. <https://doi.org/10.1016/j.ram.2015.11.006>
18. 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. No 82. P. 172–182. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2014.06.002>
19. 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, Is. 1. P. 54 <https://doi.org/10.1186/s41938-021-00402-9>
20. 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, Is. 1. P. 56–69. <https://doi.org/10.1007/s12275-013-2356-x>
21. Farhat H., Urooj F., Sohail N., Ullah S., Ali M. S. Plant disease management with amelioration of systemic resistance in soybean by endophytic fungi associated with GC-MS metabolic profiling of *Chaetomium* sp. *PMPP.* 2023. Vol. 126. 102049. <https://doi.org/10.1016/j.pmpp.2023.102049>
22. Копилов Є. П., Шаховніна О. О., Надкернична О. В., Новікова Т. П., Тарасов В. В. (2022). Мікрміцети кореневої зони рослин сої культурної та їхня функціональна дія на рослини. *Сільськогосподарська мікробіологія*. Вип. 36. С. 13–27. <https://doi.org/10.35868/1997-3004.36.13-27>
23. Toghueo R. M. K., Boyom F. F. Endophytic *Penicillium* species and their agricultural, biotechnological, and pharmaceutical applications. *3 Biotech.* 2020. № 10. 107 <https://doi.org/10.1007/s13205-020-2081-1>
24. Khan A. L., Lee I.-J. Endophytic *Penicillium funiculosum* LHL06 secretes gibberellin that reprograms *Glycine max* L. growth during copper stress. *BMC Plant Biol.* 2013. № 13. 86. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-13-86>
25. Юр'єва О. М., Григанський А. П., Сирчін С. О., Наконечна Л. Т., Павличенко А. К., Курченко І. М. β-глюкозидази ендofітних і сапротрофних штамів *Penicillium funiculosum*. *Фактори експериментальної еволюції організмів*. 2017. Т. 20. С. 261–265. <https://doi.org/10.7124/FEEO.v20.776>
26. Yurieva O. M., Syrchin S. O., Nakonechna L. T., Kurchenko I. M. Influence of endophytic and saprotrophic *Penicillium funiculosum* strains on resistance of *Glycine max* L. under salt stress. *Наукові доповіді НУБіП України*. 2018. № 2 (72). <https://doi.org/10.31548/dopovidi2018.02.002>
27. 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, Is. 4. P. 313–322. <https://doi.org/10.5423/ppj.oa.05.2022.0064>
28. Kim J., Ahn S.-H., Yang J. S., Choi S., Jung H. W., Jeon J. Plant protective and growth promoting effects of seed endophytes in soybean. *Plant Pathol. J.* 2023. Vol. 39, Is. 5. P. 513–521. <https://doi.org/10.5423/PPJ.OA.06.2023.0091>
29. Shao Y., Yan H., Yin T., Sun Z., Xie H., Song L. ... Li W. New azaphilones from *Penicillium variabile*, a fungal endophyte from roots of *Aconitum vilmorinianum*. *J Antibiot.* 2020. № 73. P. 77–81. <https://doi.org/10.1038/s41429-019-0250-4>
30. Chen C., Tao H., Chen W., Yang B., Zhou X., Luo X., Liu Yo. Recent advances in the chemistry and biology of azaphilones. *RSC Adv.* 2020. Is. 10. P. 10197–10220. <https://doi.org/10.1039/D0RA00894J>
31. Crognale S., Petruccioli M., Fenice M., Federici F. Fed-batch gluconic acid production from *Penicillium variabile* P16 under different feeding strategies. *Enzyme and Microbial Technology.* 2008.

Vol. 42, Is. 5. P. 445–449. <https://doi.org/10.1016/j.enzmictec.2008.01.002>

32. Fenice M., Selbman L., Federici F., Vassilev N. Application of encapsulated *Penicillium variabile* P16 in solubilization of rock phosphate. *Biore-source Technology*. 2000. Vol. 73, Is. 2. P. 157–162. [https://doi.org/10.1016/S0960-8524\(99\)00150-9](https://doi.org/10.1016/S0960-8524(99)00150-9)

33. Ao A., Po O., Ak O., Odu N. N., Okonko I. O. Production of Pectinase Enzymes system in culture filtrates of *Penicillium variabile* Sopp. *Nat Sci*. 2012. Vol. 10, Is. 7. P. 99–109.

34. Nicoletti R., Carella A., Cozzolino E. Investigation on fungal antagonists of root rot agents from the rhizosphere of white lupin (*Lupinus albus*). *Dynamic Soil, Dynamic Plant*. 2008. № 2 (1). P. 69–72.

35. Пидопличко Н. М. Пеницилли (Ключи для определения видов). К. : Наукова думка, 1972. 150 с.

36. Hardy R. W. F., Burns R. C., Holsten R. D. Application of the acetylene-ethylene assay for measurement of nitrogen fixation. *Soil Biol. Biochem*. 1973. Vol. 5, № 1. P. 41–83.

37. Волкогон В. В., Надкернична О. В., Токмакова Л. М., Мельничук Т. М., Чайковська Л. О. Експериментальна ґрунтова мікробіологія : монографія / за наук. ред. В. В. Волкогона. К. : Аграрна наука, 2010. 464 с.

38. Коць С. Я., Грищук 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.

39. Cooper J. B., Long S. R. Morphogenetic rescue of *Rhizobium meliloti* nodulation mutants by trans-zeatin secretion. *Plant Cell*. 1994. № 6. P. 215–225.

40. Ferguson B. J., Mathesius U. Phytohormone regulation of legume-rhizobia interactions. *J. Chem. Ecol*. 2014. № 40. P. 770–790. <https://doi.org/10.1007/s10886-014-0472-7>

41. Грищук О. О., Коць С. Я. Здатність штамів і Tn5-мутантів *Bradyrhizobium japonicum* до синтезу зеатину й гіберелінів in vitro. *Физиология и биохимия культурных растений*. 2013. Т. 45, № 2. С. 148–154.

42. Fatima Z., Bano A., Sial R., Aslam M. Response of chickpea to plant growth regulators on nitrogen fixation and yield. *Pakistan J. Bot*. 2008. № 40. P. 2005–2008.

43. Spaepen S., Vanderleyden J., Remans R. Indole-3-acetic acid in microbial and microorganism-plant signaling. *FEMS Microbiol. Rev*. 2007. № 31. P. 425–448. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1574-6976.2007.00072.x>

44. Коць С. Я., Моргун В. В., Патыка В. Ф., Даценко В. К., Кругова Е. Д., Кириченко Е. В. ... Надкерничная Е. В. Биологическая фиксация азота: бобово-ризобийный симбиоз. К. : Логос, 2011. Т. 2. 523 с.

45. Swaraj K., Garg O. P. The effect of gibberellic acid when applied to the rooting medium on nodulation and nitrogen fixation in gram (*Cicer arietinum*). *Physiol. Plant*. 1970. № 23. P. 747–754. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1970.tb06469.x>

46. Zhang F., Pan B., Smith D. L. Application of gibberellic acid to the surface of soybean seed (*Glycine max* (L.) Merr.) and symbiotic nodulation, plant development, final grain and protein yield under short season conditions. *Plant Soil*. 1997. № 188. P. 329–335. <https://doi.org/10.1023/A:1004232525415>

Отримано 25.09.2023

<https://doi.org/10.35868/1997-3004.38.16-28>

UDC 579.64:581.557+582.28:633.34

THE INFLUENCE OF PENICILLIUM FUNGI ISOLATED FROM SOYBEAN ROOTS ON THE SYMBIOTIC SYSTEM “*GLYCINE MAX* – *BRADYRHIZOBIUM JAPONICUM*” AND CROP PRODUCTIVITY

O. O. Shakhovnina, O. V. Nadkernychna, A. V. Horbatok

Institute of Agricultural Microbiology and Agroindustrial Manufacture, NAAS, Chernihiv
e-mail: helenshah@ukr.net

Objective. Identify new strains of *Penicillium* endophytic fungi by morphological and cultural properties, study their influence on the symbiotic system “*Glycine max* – *Bradyrhizobium japonicum*” and soybean productivity. **Methods.** Microbiological (cultivation of endophytic fungi, preparation of spore suspensions, determination of spore titre in suspensions, light microscopy), gas

chromatographic (determination of nitrogenase activity of soybean nodules), vegetation and field small-plot experiments (study of the effect of endophytic fungi on symbiotic and morphometric parameters of soybean plants and crop yield when growing on sod-podzolic soil), statistical. **Results.** New strains of *Penicillium* endophytic fungi are attributed to the species *P. funiculosum* Thom, *P. variabile* Sopp, *P. glauco-lanosum* Chalabuda, and *P. steckii* Zaleski based on their morphological and cultural characteristics. Under the conditions of the vegetation experiment, the positive influence of the studied strains on the symbiotic parameters of soybeans was shown. A tendency towards an increase in the number of nodules versus the control in all variants, an increase in the mass of nodules in the variants when soybean seeds were treated with spores of *P. variabile* 20173 and *P. funiculosum* 20312 by 28.4 % and 36.4 %, respectively, an increase in the nitrogenase activity of nodules by 29.8–38.5 % in variants with the use of *P. steckii* 2204, *P. glauco-lanosum* 20401, *P. variabile* 20173 was registered. The results of the study of soybean symbiotic parameters under the conditions of the field experiment generally confirmed the corresponding data of the vegetation experiment. Inoculation of soybean seeds with spores of *Penicillium* endophytic fungi contributed to an increase of the morphometric parameters of plants, namely: height — by 4.6–6.2 cm in all variants of the experiment, above-ground mass of dried plants — by 11.1–19.0 % when treated with *P. steckii* 2204, *P. glauco-lanosum* 20401, *P. variabile* 20173, mass of dry roots — by 13.2 % and 18.4 % with *P. funiculosum* 20312 and *P. variabile* 20173. The results of the field experiment proved the positive influence of new strains of endophytic fungi on soybean yield: when soybean seeds were inoculated with *P. variabile* 20173, *P. funiculosum* 20312 and *P. steckii* 2204, the increase in grain productivity was on average from 11.8 % to 17.3 %. The weight of 1000 grains increased by 3.8–5.1 % in variants using *P. variabile* 20173, *P. glauco-lanosum* 20401, *P. steckii* 2204. **Conclusion.** *Penicillium* endophytic fungi, which belong to the species *P. funiculosum*, *P. variabile*, *P. glauco-lanosum* and *P. steckii*, were isolated from the tissues of soybean roots. It was found that *Penicillium* endophytic fungi have a positive influence on the functioning of the symbiotic system “*Glycine max* – *Bradyrhizobium japonicum*” and soybean yield.

Key words: *Penicillium* endophytic fungi, soybeans, morphological and cultural properties, symbiotic and morphometric parameters, nitrogenase activity, yield.

REFERENCES

- Zimmerman, N. B., & Vitousek, P. M. (2012). Fungal endophyte communities reflect environmental structuring across a Hawaiian landscape. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109(32), 13022–13027. <http://doi.org/10.1073/pnas.1209872109>
- Rashmi, M., Kushveer, J., & Sarma, V. (2019). A worldwide list of endophytic fungi with notes on ecology and diversity. *Mycosphere*, 10, 798–1079. <http://dx.doi.org/10.5943/mycosphere/10/1/19>
- Aly, A. H., Debbab, A., & Proksch, P. (2011). Fungal endophytes: unique plant inhabitants with great promises. *Appl Microbiol Biotechnol*, 90, 1829–1845. <https://doi.org/10.1007/s00253-011-3270-y>
- Khan, A. L., Hamayun, M., Ahmad, N., Husain, J., Kang, S.-M., Kim, Y.-H. ... Lee, I.-J. (2011). Salinity stress resistance offered by endophytic fungal interaction between *Penicillium minioluteum* LHL09 and *Glycine max*. L. *J Microbiol Biotechnol*, 21(9), 893–902. <https://doi.org/10.4014/jmb.1103.03012>
- Yurieva, O. M., Dragovoz, I. V., Leonova, N. O., Biliavska, L. O., Syrchin, S. O., & Kurchenko, I. M. (2018). Biosyntezy fitohormoniv shtamamy *Penicillium funiculosum* z riznykh ekolohichnykh nish [Biosynthesis of phytohormones by *Penicillium funiculosum* strains from different ecological niches]. *Mikrobiolohichniy Zhurnal — Microbiological Journal*, 80(2), 44–55 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/microbiolj80.02.044>
- Bilal, S., Shahzad, R., Khan, A. L., Al-Harassi, A., Kim, C. K., & Lee, I.-J. (2019). Phytohormones enabled endophytic *Penicillium funiculosum* LHL06 protects *Glycine max* L. from synergistic toxicity of heavy metals by hormonal and stress-responsive proteins modulation. *J Hazard Mater*, 379, 120–824. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2019.120824>
- 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>
- 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>

9. Yang, H., Ye, W., Ma, J., Zeng, D., Rong, Z., Xu, M., Wang, Y., & 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>
10. 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.
11. 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>
12. Halo, B. A., Al-Yahyai, R., Maharachchikumbura, S., & Al-Sadi, A. (2019). *Talaromyces variabilis* interferes with *Pythium aphanidermatum* growth and suppresses *Pythium*-induced damping-off of cucumbers and tomatoes. *Scientific reports*, 9, 11255. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-47736-x>
13. Pimentel, I. C., Glienke-Blanco, C., Gabardo, J., Makowiecky Stuart, R., & Azevedo, J. L. (2006). Identification and colonization of endophytic fungi from soybean (*Glycine max* (L.) Merrill) under different environmental conditions. *Braz. arch. biol. technol*, 49(5), 705–711. <http://dx.doi.org/10.1590/S1516-89132006000600003>
14. 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>
15. 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>
16. Zuhria, S. A., Djauhari, 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.
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. 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>
19. 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>
20. 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>
21. Farhat, H., Urooj, F., Sohail, N., Ullah, S., & Ali, M. S. (2023). Plant disease management with amelioration of systemic resistance in soybean by endophytic fungi associated with GC-MS metabolic profiling of *Chaetomium* sp. *PMPP*, 126, 102049. <https://doi.org/10.1016/j.pmpp.2023.102049>
22. Kopylov, Ye. P., Shakhovkina, O. O., Nadkernychna, O. V., Novikova, T. P., & Tarasov, V. V. (2022). Mikromitsety korenevoi zony roslyn soi kulturnoi ta yikhnia funktsionalna diia na roslyny [Microfungi in root zone of soybean plants and their functional effect on plants]. *Silskohospodarska Mikrobiolohiia — Agricultural Microbiology*, 36, 13–27 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.35868/1997-3004.36.13-27>
23. Toghueo, R. M. K., & Boyom, F. F. (2020). Endophytic *Penicillium* species and their agricultural, biotechnological, and pharmaceutical applications. *3 Biotech*, 10, 107 <https://doi.org/10.1007/s13205-020-2081-1>
24. Khan, A. L., & Lee, I.-J. (2013). Endophytic *Penicillium funiculosum* LHL06 secretes gibberellin that reprograms *Glycine max* L. growth during copper stress. *BMC Plant Biol*, 13, 86. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-13-86>
25. Yuryeva, O. M., Grigansky, A. P., Sirchin, S. O., Nakonechna, L. T., Pavlichenko, A. K., & Kurchenko, I. M. (2017). β-hliukozydazy endofitnykh i saprotrofnykh shtamiv *Penicillium funiculosum* [Cellulolytic and xylanolytic enzyme complex of *Penicillium funiculosum* Thom]. *Faktohy eksperymentalnoi evoliutsii orhanizmiv — Factors in the experimental evolution of organisms*, 20, 261–265 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.7124/FEEO.v20.776>
26. Yurieva, O. M., Syrchin, S. O., Nakonechna, L. T., & Kurchenko, I. M. (2018). Influence of endophytic and saprotrophic *Penicillium funiculosum* strains on resistance of *Glycine max* L. under salt stress. *Naukovi dopovidi NUBiP Ukrainy — Scientific reports of NULES of Ukraine*, 2(72). <https://doi.org/10.31548/dopovidi2018.02.002>
27. 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>
28. Kim, J., Ahn, S.-H., Yang, J. S., Choi, S., Jung, H. W., & Jeon, J. (2023). Plant protective and growth promoting effects of seed endophytes in soybean. *Plant Pathol. J.*, 39(5), 513–521. <https://doi.org/10.5423/PPJ.OA.06.2023.0091>

29. Shao, Y., Yan, H., Yin, T., Sun, Z., Xie, H., Song, L. ... Li, W. (2020). New azaphilones from *Penicillium variabile*, a fungal endophyte from roots of *Aconitum vilmorinianum*. *J. Antibiot.*, *73*, 77–81. <https://doi.org/10.1038/s41429-019-0250-4>
30. Chen, C., Tao, H., Chen, W., Yang, B., Zhou, X., Luo, X., & Liu, Y. (2020). Recent advances in the chemistry and biology of azaphilones. *RSC Adv.*, *10*, 10197–10220. <https://doi.org/10.1039/D0RA00894J>
31. Crognale, S., Petruccioli, M., Fenice, M., & Federici, F. (2008). Fed-batch gluconic acid production from *Penicillium variabile* P16 under different feeding strategies. *Enzyme and Microbial Technology*, *42*(5), 445–449. <https://doi.org/10.1016/j.enzmictec.2008.01.002>
32. Fenice, M., Selbman, L., Federici, F., & Vassilev, N. (2000). Application of encapsulated *Penicillium variabile* P16 in solubilization of rock phosphate. *Bioresource Technology*, *73*(2), 157–162. [https://doi.org/10.1016/S0960-8524\(99\)00150-9](https://doi.org/10.1016/S0960-8524(99)00150-9)
33. Ao, A., Po, O., Ak, O., Odu, N. N., & Okonko, I. O. (2012). Production of Pectinase Enzymes system in culture filtrates of *Penicillium variabile* Sopp. *Nat Sci.*, *10*(7), 99–109.
34. Nicoletti, R., Carella, A., Cozzolino, E. (2008). Investigation on fungal antagonists of root rot agents from the rhizosphere of white lupin (*Lupinus albus*). *Dynamic Soil, Dynamic Plant*, *2*(1), 69–72.
35. Pidoplichko, N. M. (1972). *Penitsilly* [*Penicillium*]. Kiev: Naukova dumka [in Russian].
36. Hardy, R. W. F., Burns, R. C., & Holsen, R. D. (1973). Application of the acetylene-ethylene assay for measurement of nitrogen fixation. *Soil Biol. Biochem.*, *5*(1), 41–83.
37. Volkohon, V. V., Nadkernychna, O. V., Tokmakova, L. M., Melnychuk, T. M., & Chaikovska, L. O. (2010). *Eksperymentalna gruntova mikrobiologiya* [Experimental soil microbiology]. Kyiv: Ahrarna nauka [in Ukrainian].
38. Kots, S. Ya., & Hryshchuk, O. O. (2015). Fitohormony u formuvanni ta funktsionuvanni symbiotychnykh vziayemovidnosyn bobovykh roslyn i bulbochkovykh bakterii [Phytohormones in the formation and functioning of symbiotic relationships between leguminous plants and nodule bacteria]. *Fyzyolohyia rastenyi y henetyka — Plant physiology and genetics*, *47*(3), 197–206 [in Ukrainian].
39. Cooper, J. B., & Long, S. R. (1994). Morphogenetic rescue of *Rhizobium meliloti* nodulation mutants by trans-zeatin secretion. *Plant Cell*, *6*, 215–225.
40. Ferguson, B. J., & Mathesius, U. (2014). Phytohormone regulation of legume-rhizobia interactions. *J. Chem. Ecol.*, *40*, 770–790. <https://doi.org/10.1007/s10886-014-0472-7>
41. Hryshchuk, O. O., & Kots, S. Ya. (2013). Zdatnist shtamiv i Tn5-mutantiv Bradyrhizobium japonicum do syntezy zeatynu y hibereliniv in vitro [Ability of strains and Tn5-mutants of Bradyrhizobium japonicum to synthesize zeatin and gibberellins at conditions in vitro]. *Fiziologiya i biokhimiya kul'turnykh rastenyi — Physiology and Biochemistry of Cultivated Plants*, *45*(2), 148–154 [in Ukrainian].
42. Fatima, Z., Bano, A., Sial, R., & Aslam, M. (2008). Response of chickpea to plant growth regulators on nitrogen fixation and yield. *Pakistan J. Bot.*, *40*, 2005–2008.
43. Spaepen, S., Vanderleyden, J., & Remans, R. (2007). Indole-3-acetic acid in microbial and microorganism-plant signaling. *FEMS Microbiol. Rev.*, *31*, 425–448.
44. Kots, S. Ya., Morgun, V. V., Patyka, V. F., Datsenko, V. K., Krugova, E. D., Kirichenko, E. V. ... Nadkernichnaya, E. V. (2011). *Biologicheskaya fiksatsiya azota: bobovo-rizobial'nyy simbioz* [Biological nitrogen fixation: legumin-rhizobial symbiosis]. Kiev: Logos [in Russian].
45. Swaraj, K., & Garg, O. P. (1970). The effect of gibberellic acid when applied to the rooting medium on nodulation and nitrogen fixation in gram (*Cicer arietinum*). *Physiol. Plant*, *23*, 747–754. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1970.tb06469.x>
46. Zhang, F., Pan, B., & Smith, D. L. (1997). Application of gibberellic acid to the surface of soybean seed (*Glycine max* (L.) Merr.) and symbiotic nodulation, plant development, final grain and protein yield under short season conditions. *Plant Soil*, *188*, 329–335.

Received 25.09.2023