



ВЛИЯНИЕ ЭНДОФИТНЫХ ГРИБОВ НА РОСТ И РАЗВИТИЕ КОРМОВЫХ БОБОВ (*VICIA FABA* L.)

✉ Садохина Т.А.

Сибирский федеральный научный центр агробиотехнологий Российской академии наук
Новосибирская область, р.п. Краснообск, Россия

✉ e-mail: sadohina78@yandex.ru

Представлены результаты изучения влияния энтомопатогенных грибов *Metarhizium robertsii* и *Beauveria bassiana* на рост и развитие кормовых бобов сорта Сибирские. Исследования проведены в 2019, 2020 гг. Предпосевная обработка семян кормовых бобов (*Vicia faba* L.) эндофитными грибами *M. robertsii* и *B. bassiana* с последующим выращиванием в полевых условиях способствовала ускорению ростовых процессов, формированию большей биологической массы и увеличению урожайности. Эффективность энтомопатогенных грибов *M. robertsii* и *B. bassiana* оценивали в полевом опыте в условиях лесостепной зоны Западной Сибири на черноземе выщелоченном. Использование на кормовых бобах *M. robertsii* достоверно увеличивало урожайность зерна на 2,0–4,2 ц/га (Man-W, $p = 0,01565$), высоту растений на 6–16 см, а также облиственность и массу 1000 зерен. Использование *B. bassiana* не привело к увеличению урожайности. Установлено достоверное увеличение числа активных клубеньков на корнях растений кормовых бобов, на которых применяли обработку *M. robertsii*. В фазу цветения отмечены существенные различия между контролем и вариантом с применением *B. bassiana* (Fisher, $p = 0,000085$). Обработка семян бобов энтомопатогенными грибами *M. robertsii* и *B. bassiana* перед посевом позволяет повысить урожайность культуры и стимулировать ростовые процессы. В перспективе этот прием может использоваться в сельскохозяйственной практике на других бобовых культурах. Настоящая работа является первым исследованием влияния энтомопатогенных грибов на кормовые бобы при выращивании в условиях континентального климата Западной Сибири.

Ключевые слова: эндофит, урожайность, устойчивость, стимуляция роста, *Metarhizium robertsii*, *Beauveria bassiana*

EFFECT OF ENDOPHYTIC FUNGI ON THE GROWTH AND DEVELOPMENT OF FODDER BEANS (*VICIA FABA* L.)

✉ Sadokhina T.A.

Siberian Federal Scientific Centre of Agro-BioTechnologies of the Russian Academy of Sciences
Krasnoobsk, Novosibirsk region, Russia

✉ e-mail: sadohina78@yandex.ru

The results of studying the effect of entomopathogenic fungi *Metarhizium robertsii* and *Beauveria bassiana* on the growth and development of fodder beans of the Siberian variety are presented. The studies were conducted in 2019, 2020. Presowing treatment of fodder beans (*Vicia faba* L.) seeds with endophytic fungi *M. robertsii* and *B. bassiana* with subsequent cultivation in the field conditions contributed to the acceleration of the growth processes, the formation of a greater biological mass and an increase in the yield. The efficiency of entomopathogenic fungi *M. robertsii* and *B. bassiana* was evaluated in a field experiment in the forest-steppe zone of Western Siberia on leached chernozem. The use of *M. robertsii* on fodder beans significantly increased grain yield by 2.0-4.2 c/ha (Man-W, $p = 0.01565$), the plant height by 6-16 cm, as well as foliage and weight of

1000 grains. The use of *B. bassiana* did not result in an increase in yield. A significant increase in the number of active nodules on the roots of fodder bean plants where *M. robertsii* treatment was applied was observed. During the flowering phase, significant differences between the control and the variant with *B. bassiana* application were noted (Fisher, $p = 0.000085$). Treatment of bean seeds with entomopathogenic fungi *M. robertsii* and *B. bassiana* before sowing can increase crop yield and stimulate growth processes. In the future, this technique can be used in agricultural practice on other legume crops. The present work is the first study of the effect of entomopathogenic fungi on fodder beans when grown in the continental climate of Western Siberia.

Keywords: endophyte, yield, stability, growth stimulation, *Metarhizium robertsii*, *Beauveria bassiana*

Для цитирования: Садохина Т.А. Влияние эндофитных грибов на рост и развитие кормовых бобов (*Vicia faba* L.) // Сибирский вестник сельскохозяйственной науки. 2022. Т. 52. № 4. С. 97–106. <https://doi.org/10.26898/0370-8799-2022-4-11>

For citation: Sadokhina T.A. Effect of endophytic fungi on the growth and development of fodder beans (*Vicia faba* L.). *Sibirskii vestnik sel'skokhozyaistvennoi nauki = Siberian Herald of Agricultural Science*, 2022, vol. 52, no. 4, pp. 97–106. <https://doi.org/10.26898/0370-8799-2022-4-11>

Конфликт интересов

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Conflict of interest

The author declares no conflict of interest.

ВВЕДЕНИЕ

Почвенные грибы образуют тесный симбиоз с более чем 90% всех видов сосудистых растений [1]. Эти взаимодействия развивались более 400 млн лет и имеют огромное экологическое значение, поскольку способствуют усвоению растениями питательных веществ [2]. Азот считается критически важным питательным веществом, ограничивающим рост растений, и обычно должен фиксироваться азотфиксирующими бактериями для потребления растениями [3]. В почве не хватает легко используемого углерода для многих микроорганизмов, следовательно между ними существует огромная конкуренция за этот ресурс [4, 5]. Растения часто производят избыток продуктов фотосинтеза, особенно при наличии достаточного количества азота, часть которого попадает в ризосферу [6]. Эти питательные вещества дают возможность для потенциального симбиотического обмена питательными веществами между растениями и эндофитными грибами. Растения нуждаются в азоте, а грибы – в доступном углероде. Изучение этих взаимоотношений открывает большие возможности использования данной группы организмов в сельском хозяйстве и вызывает огромный интерес к ним со стороны научного сообщества.

В отличие от микроорганизмов, населяющих поверхность корневой системы и надземных вегетативных органов растений, представители симбионтных сообществ (эндофитные микроорганизмы) способны вступать с растением хозяином в более тесные взаимоотношения. В некоторых случаях они сильно влияют на его фенотип в целом, а также на такие процессы, как регуляция роста и развития, фитоиммунитет и приспособление к меняющимся условиям существования, не формируя при этом никаких специфических структур [7].

Взаимодействие бобовых растений с *Metarhizium robertsii* и *Beauveria bassiana* является преимущественно мутуалистическим. Данные эндофиты стимулируют вегетативное развитие и размножение, а также повышают устойчивость хозяина к средовым стрессам и оказывают угнетающее действие на фитопатогены [8].

Metarhizium также способен образовывать эндофитные ассоциации в лабораторных и полевых условиях со многими видами растений [9]. В настоящее время доказано, что энтомопатогенные грибы из родов *Metarhizium* и *Baeuveria* могут вступать в мутуалистические взаимодействия с различными видами растений и подавлять инфекции, вызываемые грибковыми фитопатогенами [10–12].

Изучение биоразнообразия эндофитных микроорганизмов – новое направление в биологии. Однако уже сейчас можно отметить, что у большинства сельскохозяйственных растений выявлены эндофитные грибы. Такие микроорганизмы найдены у злаковых и бобовых культур, у одно- и многолетних растений, у сахарной свеклы, кукурузы, сорго, картофеля и многих других культур [13–15]. Доказано взаимодействие эндофитных грибов с многолетними злаковыми культурами.

Кормовые бобы (*Vicia faba* L.) – одна из важнейших культур данного семейства, которая в настоящее время традиционно используется в качестве пищи в ряде стран, например в Индии, Филиппинах, Нигерии, Гане, Бразилии и Малави [16]. На урожайность кормовых бобов влияет ряд внешних факторов, способных в значительной степени снизить этот показатель. Один из способов нивелирования неблагоприятного воздействия окружающей среды – интегрирование полезной микробиоты, способной влиять на рост и развитие растений, повышать эффективность использования питательных веществ и формировать устойчивость к абиотическим стрессам и к болезням.

Необходимо отметить, что большинство исследований взаимодействия между эндофитными энтомопатогенными грибами, растениями и фитопатогенами проводились в лабораторных условиях. Однако результаты, полученные в лабораторных условиях, не всегда согласуются с данными полевых экспериментов из-за влияния большого количества факторов окружающей среды [17]. Исследований влияния энтомопатогенных грибов на рост и развитие кормовых бобов в полевых условиях не проводилось.

Цель исследований – определить влияние эндофитных грибов *Metarhizium robertsii* и *Beauveria bassiana* на ростовые процессы и урожайность кормовых бобов сорта Сибирские.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в 2019, 2020 гг. на полевом стационаре Сибирского научно-исследовательского института кормов

СФНЦА РАН, расположенном в северной лесостепи Приобья Новосибирской области (Россия). Почва опытного участка – чернозем выщелоченный среднемощный среднесуглинистый с содержанием гумуса в слое 0–20 см около 6%. Относительно хорошо почва обеспечена подвижными формами фосфора и обменного калия. Реакция почвенного раствора близка к нейтральной. Сумма поглощенных оснований 58–61 мг/экв. на 100 г почвы. Таким образом, почва характеризуется хорошими физико-химическими показателями.

По климатическим ресурсам – это умеренно теплый, недостаточно увлажненный агроклиматический район. Среднегодовое количество осадков составляет 350–450 мм, из них 254 мм выпадает в теплый период года (апрель – сентябрь). За июнь – август выпадает 113–130 мм. Гидротермический коэффициент по Селянинову в период с температурой воздуха выше 10 °С составляет 1,0–1,2. Самый холодный месяц – январь, со среднесуточной температурой – 19,4 °С, самый жаркий – июль 18,4 °С. Сумма положительных температур выше + 10 °С в среднем составляет 1880°, с отклонениями по годам от 1500 до 2250°. Весенние заморозки в воздухе возможны до 20 мая, на почве – до 17 июня. Начало осенних заморозков приходится на конец августа.

Обработки и посев. Полевой эксперимент включал три варианта. Конидии грибов *B. bassiana* и *M. robertsii* суспендировали в растворе вода–Твин 20 (0,04%) при концентрации 5×10^7 конидий/мл. Зерно кормовых бобов обрабатывали суспензией и давали высохнуть непосредственно перед посевом. Контрольный вариант обрабатывали 0,04%-м Твином. Внесенный объем суспензии составлял 2,5 л на 20 кг зерна кормовых бобов. Использовали штаммы энтомопатогенных грибов *M. robertsii* (P-72) и *B. bassiana* (Sar-31), полученные из коллекции микроорганизмов Института систематики и экологии животных Сибирского отделения Российской академии наук. Конидиальную массу нарабатывали методом двухфазного культивирования.

Размещали варианты последовательно в один ярус в пятикратной повторности. Посев проводили 16 мая в 2019 г. и 19 мая в 2020 г., когда температура почвы на глубине 6–8 см достигла 8–10 °С. При посеве расстояние между рядками составляло 70 см, норма высева – 400 тыс. всхожих зерен/га. Длина делянки в опыте 10 м, ширина 3,9 м, учетная площадь 39 м². Учет урожая семян проведен 10 октября 2019 г. и 18 сентября 2020 г.

Фазы роста растений оценивали в течение вегетационного периода. Кроме того, были проанализированы характеристики урожая бобов с вариантов обработки грибами. После посева на 12, 26, 41, 59, 79 и 98-е сутки оценили характеристики роста и развития растений кормовых бобов. Для определения основных параметров роста растений в поле на каждой повторности случайным образом отбирали 10 растений ($n = 50$ растений в каждом варианте). Растения выкапывали и проводили учеты и наблюдения. Параметры урожая оценивали после уборки. Во время вегетации культуры выделяют несколько основных фаз. Все они имеют определенную длительность. Условия прохождения каждой из фаз влияют на урожай культуры и его качество по-разному. Продолжительность межфазных периодов у растений кормовых бобов определяли по следующим фазам: полные всходы, 5–6 листьев, ветвление, цветение, образование бобов, налив семян и созревание.

Подсчет ризобияльных клубеньков проводили в 2019 и 2020 гг. Для этого случайно отбирали по 10 растений кормовых бобов с каждого повторения ($n = 50$) на 41, 59 и 79-й день после посева. Растения тщательно промывали и проводили подсчет клубеньков на каждом из них.

Статистический анализ. Анализ массива данных выполняли с использованием Statistica 8 (StatSoft Inc., США) и PAST 3 [18]. Нормальность распределения данных проверяли с помощью W критерия Шапиро – Уилка. Нормально распределенные данные анализировали с помощью одностороннего дисперсионного анализа с последующим LSD-тестом Фишера. Ненормальные дан-

ные были проанализированы с помощью теста Краскела-Уоллиса, а затем теста Данна или с использованием критерия Манна-Уитни.

Погодные условия в период вегетации.

Вегетационный период 2019 г. можно охарактеризовать (ГТК май – сентябрь = 1,2) как близкий к климатической норме для места проведения исследований, но с переменным по месяцам количеством осадков и недостатком влаги в июне (ГТК = 0,5) и августе (ГТК = 0,4).

При посеве 16 мая запасы продуктивной влаги в метровом слое почвы составили 103 мм. Подекадное распределение ресурсов влаги за период III декада июня – III декада июля имеет особое значение для растений кормовых бобов, которые проходят в это время фазы цветения – налива семян – созревания. Так, в 2019 г., начиная с III декады июня по III декаду августа, количество осадков составило 123 мм, или 94% от среднемноголетней нормы, но с неравномерным распределением. Температура воздуха во II и III декадах июня и июля была на 0,2–0,5 °С ниже среднемноголетних показателей, в августе на 2,2 °С выше нормы. В среднем максимальная температура воздуха достигала 29,3–29,8 °С в I декаде июля (см. рис. 1).

Развитие кормовых бобов в вегетационном периоде 2019 г. проходило при дефиците осадков в фазе цветения – налив семян (III декада июня, III декада июля и весь август) при среднесуточной температуре воздуха в августе на 2,2 °С выше климатической нормы, средней максимальной температуре воздуха в дневные часы до 29,8 °С, относительной влажности воздуха в этот период ниже нормы на 5–11%. По количеству осадков летний период 2020 г. можно охарактеризовать (ГТК май – сентябрь = 1,29), как близкий к климатической норме для места проведения исследований, но с неравномерным распределением осадков, недостатком влаги в июне (ГТК = 0,4) и во II декаде июля (ГТК = 0,6).

Средняя температура воздуха I декады июня составила 13,9 °С при норме 15,0 °С. Это способствовало быстрому появлению всходов и хорошему их развитию. Вторая и

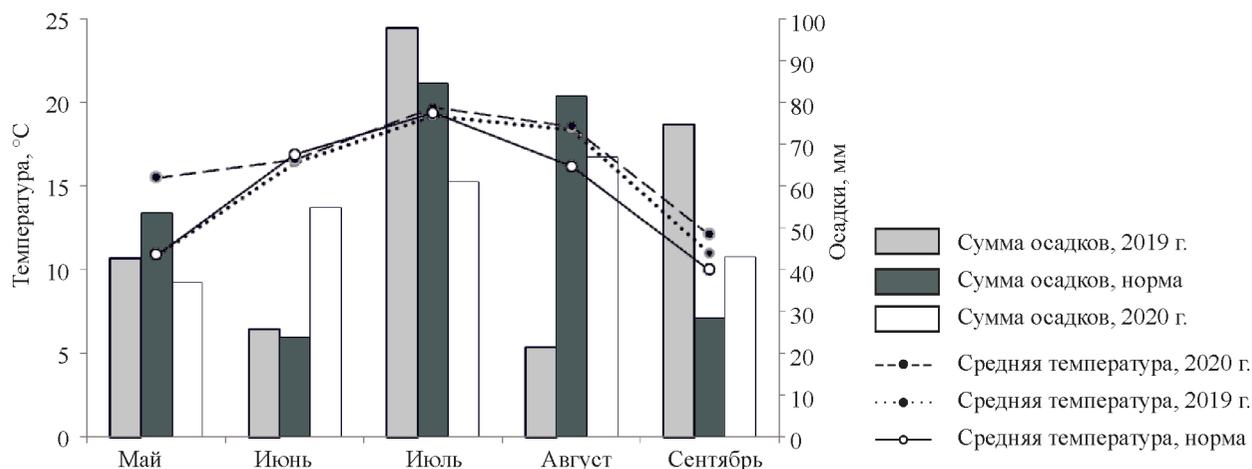


Рис. 1. Динамика температуры и осадков в течение вегетации 2019, 2020 гг. Метеостанция Огурцово
Fig. 1. Dynamics of temperature and precipitation during the growing season of 2019 and 2020. MS Oгурtsovo

III декады июня характеризовались отсутствием осадков и высокими температурами (температура воздуха на 1,1 °C выше среднемноголетнего показателя). Сухая и жаркая погода в этот период негативно отразилась на накоплении биомассы и урожайности кормовых бобов.

В 2020 г. начиная с I декады июля (после сильного стресса) до III декады августа количество осадков составило 167 мм, или 1280% от среднемноголетней нормы, с равномерным их распределением. В I декаде июля выпало осадков 2000% от нормы (32 мм).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В условиях Западной Сибири впервые обнаружено, что обработка семян кормовых бобов энтомопатогенным грибом *M. robertsii* стимулирует рост и увеличивает урожайность. Аналогичные тенденции наблю-

дались после обработки семян штаммом *B. bassiana*, но полученный эффект был слабее.

Период от всходов до образования 5–6 листьев характеризовался последовательно происходящими процессами формирования стебля, листьев, прилистников и образования клубеньков на корнях растений. Более дружные и сильные всходы обеспечивают высокую облиственность агроценоза и являются залогом последующего развития культуры.

Данные исследований свидетельствуют, что обработка семян грибными штаммами оказывала существенное влияние на ростовые процессы растений кормовых бобов (см. табл. 1). Влияние *M. robertsii* более выражено и четко прослеживается во все годы исследований, продолжительность вегетационного периода заметно увеличивается на 6–9 сут по сравнению с контрольным вариантом.

Табл. 1. Длительность межфазных периодов растений кормовых бобов в зависимости от применяемых штаммов, сут

Table 1. Duration of interphase periods of fodder bean plants depending on the strains used, days

Вариант	Продолжительность межфазного периода											Продолжительность вегетационного периода		
	Всходы – фаза 5–6 листьев		Фаза 5–6 листьев – ветвление		Ветвление – цветение		Цветение – образование бобов		Образование бобов – налив семян		Налив семян – созревание			
	2019 г.	2020 г.	2019 г.	2020 г.	2019 г.	2020 г.	2019 г.	2020 г.	2019 г.	2020 г.	2019 г.	2020 г.	2019 г.	2020 г.
К.	10	12	20	14	18	15	19	18	24	20	20	19	111	98
<i>B. b</i>	–	11	–	15	–	15	–	18	–	20	–	20	–	99
<i>M. r</i>	11	13	21	16	21	17	21	19	26	21	21	18	120	104

Примечание: К – контроль; *B. b* – *B. bassiana*; *M. r* – *M. robertsii*.

Эффект от использования грибов в опыте проявился уже в начальные фазы развития кормовых бобов и сохранялся в течение всего вегетационного периода (см. рис. 2).

Высота растений в зависимости от применяемых штаммов в 2020 г. изменялась от 6 до 16 см в разные фазы их развития (см. рис. 3). В фазе 5–6 листьев получена достоверная прибавка 15% при обработке *M. robertsii* (Man-W, $p = 0,01219$) и *B. bassiana* (Man-W, $p = 0,01597$).

Обработка семян кормовых бобов грибом *M. robertsii* существенно повлияла на нарастание надземной массы растений от фазы ветвления, так как с этого момента начинается интенсивное потребление элементов питания из почвы, и есть вероятность, что гриб *M. robertsii* создавал более благоприятные условия для этого в ризосфере кормовых бобов.

Обработка семян кормовых бобов энтомопатогенным грибом *M. robertsii* спо-



Рис. 2. Растения кормовых бобов в фазы ветвления, цветения, полного созревания (слева направо): контроль, гриб *B. bassiana*, гриб *M. robertsii*

Fig. 2. Fodder bean plants in the phases of branching, flowering, full maturation (from left to right): control, mushroom *B. bassiana*, mushroom *M. robertsii*

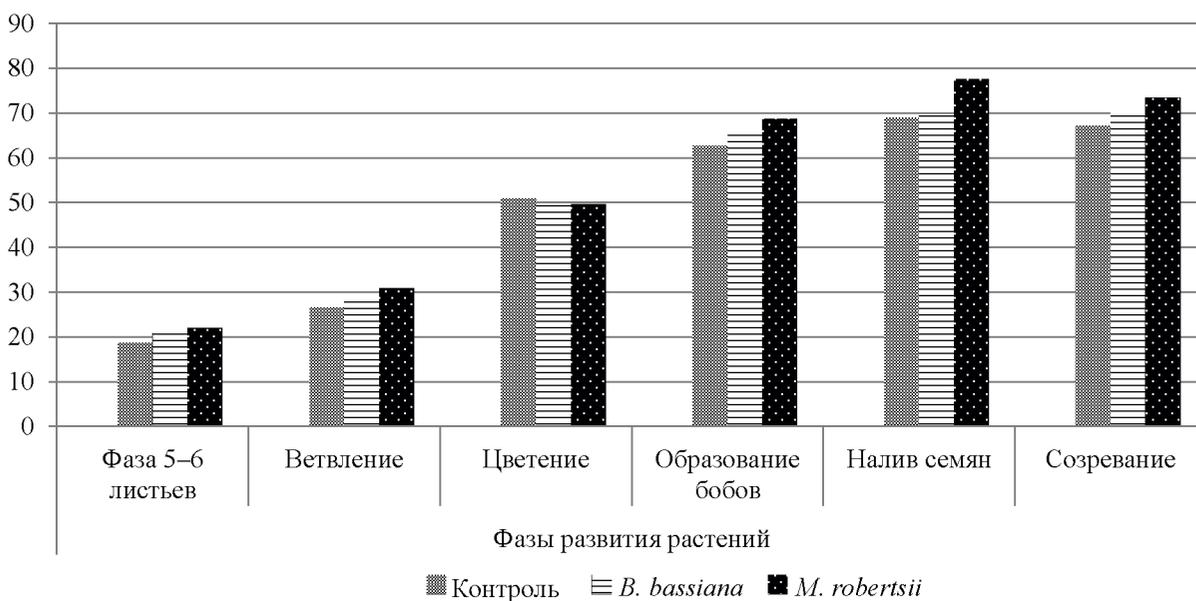


Рис. 3. Высота растений кормовых бобов в зависимости от применяемых штаммов, см *M. robertsii* (Man-W, $p = 0,01219$) и *B. bassiana* (Man-W, $p = 0,01597$)

Fig. 3. Height of fodder bean plants depending on the strains used, cm *M. robertsii* (Man-W, $p = 0,01219$) and *B. bassiana* (Man-W, $p = 0,01597$)

собствовала более мощному развитию корневой системы с большим количеством боковых корней и появлению активных азотфиксирующих ризобияльных клубеньков. На 41-й день после посева количество активных клубеньков на корнях кормовых бобов с *M. robertsii* было в 2,4 раза больше, чем на контрольном варианте (Fisher, $p = 0,000005$). Незначительное развитие ризобияльных клубеньков в фазе бутонизации связано с жесткой засухой, проявившейся в конце июня 2020 г. (ГТК = 0,4), запас продуктивной влаги в слое почвы 0–20 см составил 10,5 мм (см. табл. 2).

Наиболее значимое различие *M. robertsii* с контролем отмечено в фазе цветения кормовых бобов через 59 дней после посева. После интенсивных осадков и увлажнения почвы количество клубеньков на всех вариантах опыта увеличилось в 3 раза по отношению к фазе бутонизации (Fisher, $p = 0,00003$). Существенны и различия в этот период между контролем и вариантом с *B. bassiana* (Fisher, $p = 0,000085$).

К концу вегетации кормовых бобов через 11 нед после посева различия в количестве клубеньков сглаживались, разница составила 1,7 между контролем и *B. bassiana* (Fisher, $p = 0,000176$) и 1,4 раза между контролем и *M. robertsii* (Fisher, $p = 0,027119$). Это связано в первую очередь с естественным старением симбиотического клубенька.

Анализ данных по структуре урожая показывает, что изучаемые виды грибов по-разному, но положительно влияли на изучаемые признаки. Высота растений по всем вариантам опыта имела четкую тенденцию

к увеличению по отношению к контрольному варианту (до 16%). Проведение обработки семян конидиальной массой *M. robertsii* способствовало усилению ростовых процессов и тем самым формированию более мощных по габитусу растений кормовых бобов, что обуславливает образование большего количества репродуктивных органов и семян хорошего качества.

Обработка семян грибами оказывала существенное влияние в дальнейшем и на массу 1000 зерен. Масса 1000 зерен на этих вариантах была выше контроля от 8–10% до 14,8–16,2% (в зависимости от года исследований). И все же интегральным показателем эффективности того или иного агроприема является урожайность.

В 2020 г. обработка семян конидиальной массой *M. robertsii* способствовала увеличению урожайности на 1,96 ц/га (11%) выше контроля (тест Данна, $p = 0,00460$). Урожайность кормовых бобов в 2020 г. была на 8,4–11,2 ц/га ниже прошлогодней, что связано с неблагоприятными метеорологическими условиями (см. табл. 3). Максимальная урожайность 29,27 ц/га зарегистрирована в 2019 г. с применением *M. robertsii*, что на 4,26 ц/га выше контроля (тест Данна, $p = 0,00125$).

Содержание белка в зерне кормовых бобов чаще всего зависит от метеорологических условий. В 2019 г. не отмечено значительного влияния изучаемых штаммов на содержание белка – белковость составила 35,9–36,2%. Жир в семенах кормовых бобов содержался в небольших количествах и так же, как и белковость, практически не зависел от препаратов, применяемых для обра-

Табл. 2. Количество активных клубеньков на корнях кормовых бобов в зависимости от применяемых штаммов, шт./растение

Table 2. The number of active nodules on the roots of fodder beans, depending on the strains used, pcs./plant

Вариант	Фаза развития растений					
	Бутонизация		Цветение		Образование бобов	
	2019 г.	2020 г.	2019 г.	2020 г.	2019 г.	2020 г.
Контроль	6,4	1,6	10,4	6,8	5,8	3,2
<i>B. bassiana</i>	–	2,4	–	14,0	–	5,4
<i>M. robertsii</i>	7,4	3,8	12,3	20,3	8,1	4,7

Примечание. *M. robertsii* (Fisher, $p = 0,000005$), *B. bassiana* (Fisher, $p = 0,000085$).

Табл. 3. Урожайность кормовых бобов сорта Сибирские в зависимости от применяемых штаммов, ц/га
Table 3. The yield of fodder beans of the Siberian variety depending on the strains used, c/ha

Вариант	Урожайность		Прибавка к контролю		Сбор в 2019 г.		Сбор в 2020 г.	
	2019 г.	2020 г.	2019 г.	2020 г.	Белок	Жир	Белок	Жир
Контроль	25,01	16,96	–	–	8,9	3,07	5,3	2,17
<i>B. bassiana</i>	–	15,93	–	– 1,03	–	–	4,8	2,15
<i>M. robertsii</i>	29,27	18,92	4,26	1,96	10,47	3,57	5,7	2,45

Примечание. Белок и масличность определяли ИК – анализатором FOSS, Дания. *M. robertsii* (тест Данна, $p = 0,00125$).

ботки семян. Содержание жира в зерне кормовых бобов составило 12,3–12,6%.

В результате проведенных исследований впервые установлено, что обработка семян кормовых бобов энтомопатогенным грибом *M. robertsii* с последующим выращиванием в полевых условиях стимулировало вегетативное развитие растений, способствовало повышению урожайности, устойчивости к некоторым средовым стрессам и оказывало угнетающее действие на фитопатогены в период вегетации в условиях лесостепной зоны Западной Сибири. Аналогичные тенденции наблюдали после обработки семян штаммом *B. bassiana*, но эти эффекты были слабее. Можно предположить, что энтомопатогены влияют на кормовые бобы прямо (как антагонист) или косвенно (через активацию систем защиты растений). Таким образом, настоящая работа является первым исследованием влияния энтомопатогенных грибов на кормовые бобы, выращиваемые в условиях лесостепной зоны Западной Сибири.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Данная работа является первым исследованием влияния энтомопатогенных грибов *Metarhizium robertsii* и *Beauveria bassiana* на кормовые бобы, возделываемые в суровых условиях Сибири. Выявлено, что предпосевная обработка семян конидиями энтомопатогенных грибов *M. robertsii* и *B. bassiana* стимулирует вегетативное развитие растений, способствует повышению урожайности кормовых бобов. Данные эндофиты могут быть использованы для повышения урожайности и борьбы с болезнями на других видах растений семейства бобовых. Полученные данные представляют собой

существенную основу для постановки дальнейших более детальных исследовательских вопросов, направленных на совершенствование знаний об экологической роли эндофитов в природных экосистемах. Для точной оценки способности *Metarhizium robertsii* колонизировать корни растений крайне важно количественно оценить эндофитную ассоциацию, которая может зависеть от факторов окружающей среды, вида растений и локализации в растении, а также от штамма и видовой изменчивости грибов. Эндофитная способность *Metarhizium robertsii* и *Beauveria bassiana* в настоящее время оценивается наряду с использованием в биологическом контроле и потенциально имеет решающее значение для разработки новых и эффективных стратегий их контроля.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Malloch D.W., Pirozynski K.A., Raven P.H. Ecological and evolutionary significance of mycorrhizal symbioses in vascular plants (a review) // Proceedings of the National Academy of sciences of the United States of America. 1980. Vol. 77 (4). P. 2113–2118. DOI: 10.1073/pnas.77.4.2113.
2. Parniske M. Arbuscular mycorrhiza: the mother of plant root endosymbioses // Nature Reviews Microbiology. 2008. N 6. P. 763–775. DOI: 10.1038/nrmicro1987.
3. Lu Y., Liu X., Chen F., Zhou S. Shifts in plant community composition weaken the negative effect of nitrogen addition on community-level arbuscular mycorrhizal fungi colonization // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. 2020. Vol. 287 (1927). P. 20200483. DOI: 10.1098/rspb.2020.0483.
4. Kuzyakov Y., Xu X. Competition between roots and microorganisms for nitrogen: mechanisms and ecological relevance // New Phytol.

2013. Vol. 198 (3). P. 656–669. DOI: 10.1111/nph.12235.
5. Bahram M., Hildebrand F., Forslund S.K., Anderson J.L., Soudzilovskaia N.A., Bodegom P.M., Bengtsson-Palme J., Anslan S., Coelho L.P., Harend H., Huerta-Cepas J., Medema M.H., Maltz M.R., Mundra S., Ols-son P.A., Pent M., Pöhlme S., Sunagawa S., Ryberg M., Tedersoo L., Bork P. Structure and function of the global topsoil microbiome // *Nature*. 2018. Vol. 560 (7717). P. 233–237. DOI: 10.1038/s41586-018-0386-6.
 6. Hikosaka K. Leaf canopy as a dynamic system: Ecophysiology and optimality in leaf turnover // *Annals of Botany*. 2005. Vol. 95. P. 521–533. DOI: 10.1093/aob/mci050.
 7. Partida-Martinez L.P., Heil M. The microbe-free plant: factor artifact? // *Front Plant Sci*. 2011. Vol. 2. P. 100. DOI: 10.3389/fpls.2011.00100.
 8. Hu G., St. Leger R.J. (2002) Field Studies Using a Recombinant Mycoinsecticide (Metarhiziumanisopliae) Reveal that It Is Rhizosphere Competent // *Appl Environ Microbiol*. 2002. Vol. 68. P. 6383–6387. DOI: 10.1128/AEM.68.12.6383–6387.2002.
 9. Behie S.W., Zelisko P.M., Bidochka M.J. Endophytic insect-parasitic fungi translocate nitrogen directly from insects to plants // *Science*. 2012. Vol. 336. P. 1576–1577. DOI: 10.1126/science.1222289.
 10. Moonjely S., Barelli L., Bidochka M.J. Insect pathogenic fungi as endophytes // *Advances in Genetics*. 2016. Vol. 94. P. 107–135. DOI: 10.1016/bs.adgen.2015.12.004.
 11. Branine M., Bazzicalupo A., Branco S. Biology and applications of endophytic insect-pathogenic fungi // *PLOS Pathogens*. 2019. Vol. 15 (7). P. 1007831. DOI: 10.1371/journal.ppat.1007831.
 12. Behie S.W., Moreira C.C., Sementchoukova I., Barelli L., Zelisko P.M., Bidochka M.J. Carbon translocation from a plant to an insect-pathogenic endophytic fungus // *Nat Commun*. 2017. Vol. 8. P. 14245. DOI: 10.1038/ncomms14245.
 13. Rosenblueth M., Martinez-Romero E. Bacterial endophytes and their interactions with hosts // *Mol Plant Microbe Interact*. 2006. Vol. 19 (8). P. 827–837. DOI: org/10.1094/MPMI-19-0827.
 14. Zinniel D.K., Lambrecht P., Harris N.B., Zhengyu F., Kuczmariski D., Higley P., Ishimaru C.A., Arunakumari A., Barletta R.G., Vidaver A.K. Isolation and characterization of endophytic colonizing bacteria from agronomic crops and prairie plants // *Applied and Environmental Microbiology*. 2002. Vol. 68 (5). P. 2198–2208. DOI: 10.1128/AEM.68.5.2198-2208.2002.
 15. Sun L., Qiu F., Zhang X., Dai X., Dong X., Song W. Endophytic bacterial diversity in rice (*Oryza sativa* L.) roots estimated by 16S rDNA sequence analysis // *Microbial Ecology*. 2008. Vol. 55 (3). P. 415–424. DOI: 10.1007/s00248-007-9287-1.
 16. Pugalenthi M., Vadivel V., Siddhuraju P. Alternative food/feed perspectives of an underutilized legume *Mucuna pruriens* var. utilis—a review // *Plant Foods Hum Nutr*. 2005. Vol. 60 (4). P. 201–218. DOI: 10.1007/s11130-005-8620-4.
 17. Tomilova O.G., Shaldyaeva E.M., Kryukova N.A., Pilipova Y.V., Schmidt N.S., Danilov V.P., Kryukov V.Y., Glupov V.V. Entomopathogenic fungi decrease Rhizoctonia disease in potato in field conditions // *Free J Full text*. 2020. Vol. 8. P. 9895. DOI: 10.7717/peerj.9895.
 18. Hammer Ø, Harper DAT, Ryan PD. PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis // *Palaeontologia Electronica*. 2001. Vol. 4 (1). P. 1–9.

REFERENCES

1. Malloch D.W., Pirozynski K.A., Raven P.H. Ecological and evolutionary significance of mycorrhizal symbioses in vascular plants (a review). *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 1980, vol. 77 (4), pp. 2113–2118. DOI: 10.1073/pnas.77.4.2113.
2. Parniske M. Arbuscular mycorrhiza: the mother of plant root endosymbioses. *Nature Reviews Microbiology*, 2008. N 6, pp. 763–775. DOI: 10.1038/nrmicro1987.
3. Lu Y., Liu X., Chen F., Zhou S. Shifts in plant community composition weaken the negative effect of nitrogen addition on community-level arbuscular mycorrhizal fungi colonization. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2020, vol. 287 (1927), pp. 20200483. DOI: 10.1098/rspb.2020.0483.
4. Kuzyakov Y., Xu X. Competition between roots and microorganisms for nitrogen: mechanisms and ecological relevance. *New Phytol*, 2013, vol. 198 (3), pp. 656–669. DOI: 10.1111/nph.12235.
5. Bahram M., Hildebrand F., Forslund S.K., Anderson J.L., Soudzilovskaia N.A., Bode-

- gom P.M., Bengtsson-Palme J., Anslan S., Coelho L.P., Harend H., Huerta-Cepas J., Medema M.H., Maltz M.R., Mundra S., Olsson P.A., Pent M., Pölme S., Sunagawa S., Ryberg M., Tedersoo L., Bork P. Structure and function of the global topsoil microbiome. *Nature*, 2018, vol. 560 (7717), pp. 233-237. DOI: 10.1038/s41586-018-0386-6.
6. Hikosaka K. Leaf canopy as a dynamic system: Ecophysiology and optimality in leaf turnover. *Annals of Botany*. 2005, vol. 95, pp. 521–533. DOI: 10.1093/aob/mci050.
7. Partida-Martinez L.P., Heil M. The microbe-free plant: factor artifact? *Front Plant Sci*, 2011, vol. 2, pp. 100. DOI: 10.3389/fpls.2011.00100.
8. Hu G., St. Leger R.J. Field Studies Using a Recombinant Mycoinsecticide (Metarhiziumanisopliae) Reveal that It Is Rhizosphere Competent. *Appl Environ Microbiol*. 2002, vol. 68, pp. 6383-6387. DOI: 10.1128/AEM.68.12.6383-6387.2002.
9. Behie S.W., Zelisko P.M., Bidochka M.J. Endophytic insect-parasitic fungi translocate nitrogen directly from insects to plants. *Science*, 2012, vol. 336, pp. 1576–1577. DOI: 10.1126/science.1222289.
10. Moonjely S., Barelli L., Bidochka M.J. Insect pathogenic fungi as endophytes. *Advances in Genetics*, 2016, vol. 94, pp. 107–135. DOI: 10.1016/bs.adgen.2015.12.004.
11. Branine M., Bazzicalupo A., Branco S. Biology and applications of endophytic insect-pathogenic fungi. *PLOS Pathogens*, 2019, vol. 15 (7), pp. 1007831. DOI: 10.1371/journal.ppat.1007831.
12. Behie S.W., Moreira C.C., Sementchoukova I., Barelli L., Zelisko P.M., Bidochka M.J. Carbon translocation from a plant to an insect-pathogenic endophytic fungus. *Nat Commun*, 2017, vol. 8, pp. 14245. DOI: 10.1038/ncomms14245.
13. Rosenblueth M., Martinez-Romero E. Bacterial endophytes and their interactions with hosts. *Mol Plant Microbe Interact*, 2006, vol. 19 (8), pp. 827–837. DOI: 10.1094/MPMI-19-0827.
14. Zinniel D.K., Lambrecht P., Harris N.B., Zhengyu F., Kuczmariski D., Higley P., Ishimaru S.A., Arunakumari A., Barletta R.G., Vidaver A.K. Isolation and characterization of endophytic colonizing bacteria from agronomic crops and prairie plants. *Applied and Environmental Microbiology*, 2002, vol. 68 (5), pp. 2198–2208. DOI: 10.1128/AEM.68.5.2198-2208.2002.
15. Sun L., Qiu F., Zhang X., Dai X., Dong X., Song W. Endophytic bacterial diversity in rice (*Oryza sativa* L.) roots estimated by 16S rDNA sequence analysis. *Microb Ecol*, 2008, vol. 55 (3), pp. 415–424. DOI: 10.1007/s00248-007-9287-1.
16. Pugalenti M., Vadivel V., Siddhuraju P. Alternative food/feed perspectives of an underutilized legume *Mucuna pruriens* var. utilis—a review. *Plant Foods Hum Nutr*, 2005, vol. 60 (4), pp. 201–218. DOI: 10.1007/s11130-005-8620-4.
17. Tomilova O.G., Shaldyaeva E.M., Kryukova N.A., Pilipova Y.V., Schmidt N.S., Danilov V.P., Kryukov V.Y., Glupov V.V. Entomopathogenic fungi decrease Rhizoctonia disease in potato in field conditions. *Peer J Free Full text*. 2020, vol. 8, pp. 9895. DOI: 10.7717/peerj.9895.
18. Hammer Ø, Harper DAT, Ryan PD. PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 2001, vol. 4 (1), pp. 1–9.

ИНФОРМАЦИЯ ОБ АВТОРЕ

✉ Садохина Т.А., кандидат сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник; адрес для переписки: Россия, 630501, Новосибирская область, р.п. Краснообск, а/я 463; e-mail: sadohina78@yandex.ru

AUTHOR INFORMATION

✉ Tatyana A. Sadokhina, Candidate of Science in Agriculture, Lead Researcher; address: PO Box 463, Krasnoobsk, Novosibirsk Region, 630501, Russia; e-mail: sadohina78@yandex.ru

Дата поступления статьи / Received by the editors 25.03.2022
Дата принятия к публикации / Accepted for publication 28.06.2022
Дата публикации / Published 26.09.2022