

СТРЕСОСТІЙКІСТЬ КІНОА ТА РОЛЬ ЕНДОФІТНИХ СИМБІОНТІВ У ЇЇ ФОРМУВАННІ

Троценко Надія Володимирівна

аспірантка

Сумський національний аграрний університет, м. Суми, Україна

ORCID: 0000-0002-6671-2014

ntrotsenko15@ukr.net

Мельник Андрій Васильович

доктор сільськогосподарських наук, професор

Сумський національний аграрний університет, м. Суми, Україна

ORCID: 0000-0001-7318-6262

melnik.ua@yahoo.com

В аграрному виробництві абіотичні стреси є основною причиною втрати врожаю (до 50%) у всьому світі. Культура кіноа (*Chenopodium quinoa* Willd. (Amaranthaceae) унікальна не тільки своєю харчовою цінністю, але й високою толерантністю до дії багатьох стресогенних факторів завдяки широкій генотиповій мінливості. Доведено, що реакцію рослин на всі види несприятливих змін докільця здатні змінювати ендосимбіонти – мікроскопічні гриби та бактерії. У рослин можуть формуватися асоціативні відносини з мікоризними грибами, ризосферними, епіфітними та ендоефітними бактеріями за типом мутуалізму чи синергізму. Колонізація мікробними симбіонтами потенційно послаблює несприятливі ефекти абіотичних стресів у рослин кіноа. Існують різноманітні гіпотези для опису взаємодії рослина–ендофіт у сенсі підвищення стійкості до абіотичного стресу. Показано, що адаптовані до стресу ендоефітні гриби, як симбіонти рослин, здатні пом'якшувати негативні наслідки засолення або посухи шляхом зміни низки фізіологічних і біохімічних реакцій рослин. Кіноа вважається посухостійкою культурою, здатною рости та давати насіння у напіваридних та аридних регіонах. Еволюційно рослини сформували різні механізми та реакції для перенесення нестачі води: морфологічні, фізіологічні та молекулярні. Але крім морфологічних адаптацій, що забезпечують толерантність рослин, на особливу увагу заслуговують асоціативні зв'язки з ендоефітними грибами. Саме група грибів-мікоризутворювачів як мутуалістичних партнерів рослин здатна послаблювати стресогенний вплив посухи та засолення. Кіноа пристосована до широкого діапазону маргінальних сільськогосподарських ґрунтів, схильних до впливу саме наявністю таких негативних абіотичних факторів. Доведена роль мікоризних ендоефітів у послабленні дії цих стресогенних впливів на рослини. Крім грибів виявлена також позитивна роль галотолерантних ризобактерій, асоційованих із кореневою системою кіноа, у послабленні стресу через засолення.

Мікроорганізми, пов'язані з рослинами, можна використовувати для підвищення продуктивності рослин та їх врожайності у стресогенних умовах. Розмаїття видів і штамів бактерій, пов'язаних із кіноа, є привабливою перспективою для розробки біотехнологічних препаратів для посилення стійкості рослин до стресів та підвищення продуктивності культури. Особливості едафічних мікроорганізмів, здатних підтримувати симбіотичні стосунки з різними екотипами кіноа, незважаючи на важливість цих асоціацій та їхню актуальність, залишаються дотепер ще мало вивченими.

Ключові слова: кіноа, абіотичний стрес, стресогенні фактори, ендосимбіонти, мікоризні гриби, бактерії, мутуалізм, синергізм, стрес-адаптована та посухостійка культура, продуктивність посівів.

DOI <https://doi.org/10.32845/agrobio.2022.3.9>

Вступ. Псевдозлак *Chenopodium quinoa* Willd. – місцева культура Південної Америки, відома з 3000 р. до н.е. Добре адаптована до суворих кліматичних умов пустелі та високогір'я, кіноа є важливим джерелом їжі у регіоні.

Останнім часом рослина привернула увагу завдяки своїй високій поживній цінності та унікальному біохімічному складу і вважається важливою потенційною культурою для підтримання продовольчої безпеки у світі (Тарія, 2015).

C. quinoa (Amaranthaceae) – однорічна однодомна рослина з прямостоячим стеблом та почерговим розташуванням листків із можливим різнокольоровим забарвленням через уміст бетаціанінів. Суцвіття – волоть довжиною 15–70 см, розташоване термінально, або від пазух нижніх листків.

Традиційна класифікація кіноа базується на основі географічної адаптації. Виділяють наступні екотипи культури:

(1) valley – вирощується на висоті від 2000 до 3500 м над рівнем моря у Колумбії, Еквадорі, Перу, Болівії;

(2) altiplano – вирощується на великих висотах понад 3500 м. над рівнем моря навколо озера Тітікака на кордоні Болівії та Перу;

(3) salares – вирощується на солончаках Болівії та Чилі, має високу толерантність до засолення;

(4) sea-level – вирощується у низинних районах південної та центральної частини Чилі;

(5) subtropical or yungas – вирощується у вологих долинах Болівії та включає генотипи пізнього цвітіння (Тарія, 2015; Bhargava & Ohri, 2016).

Генотипи кіноа вкрай різноманітні. Природна мінливість ознак, таких як тип суцвіття, колір та розмір насіння,

тривалість життєвого циклу, толерантність до засолення, вміст сапоніну та харчова цінність, сприяє адаптації кіноа до різноманітних середовищ (Bertero et al., 2004; Bhargava et al., 2007; Bhargava & Ohri, 2016; Fuentes & Bhargava, 2011; Gómez-Pando & Álvarez-Castro, 2010; Rodriguez & Isla, 2009).

Для збереження генетичної мінливості кіноа з 1960-х рр. започаткували створення генетичних банків. Нині 16 422 зразків цієї культури зберігаються у 59 генних банках у 30 країнах (Bazile et al., 2016).

В аграрному виробництві абіотичні стреси є основною причиною втрати врожаю (до 50 %) у всьому світі. Grime J. P. описав стреси як явища, які обмежують фотосинтетичну активність, наприклад дефіцит світла, води або мінеральних речовин у ґрунті (Grime, 2001).

Основні абіотичні стреси, що впливають на сучасні агроценози – посуха, заболочування, засоленість ґрунту, забруднення важкими металами, надлишок тепла, низькі температури і ультрафіолетове випромінювання (УФВ) – вивчають на генотипах кіноа, більшість із яких зосереджена у Болівії та Перу.

Три основні категорії екологічних стресорів, які впливають на фізіологічні процеси та ріст рослин: (1) фізичні або абіотичні фактори, такі як посуха, температура та світло; (2) хімічні – забруднювачі повітря, важкі метали та токсини; (3) біотичні – конкуренція, фітофаги та хвороби (Nilsen & Orcutt, 1996).

Подібно до біотичних факторів, абіотичні стреси у популяціях рослин, можуть діяти як потужні, еволюційно важливі агенти природного добору. Через тривалість еволюції рослин основні типи стресогенних середовищ не є незвичними для більшості видів. Вважається, що у дикорослих рослин як компонентів природних екосистем механізми толерантності до стресів сформувалися еволюційно (Orcutt & Nilsen, 2000). Загальна концепція полягає у тому, що рослини краще витримують стреси, коли стикаються з дією подібних факторів на більш пізньому етапі розвитку (Krings et al., 2007).

Останнім часом з'явилися повідомлення, що реакцію рослин на всі види стресів здатні змінювати мікроскопічні ендосимбіонти (гриби та бактерії).

1. Значення грибів-ендосимбіонтів у формуванні толерантності рослин до стресів. В організмі рослин живуть мікроорганізми (гриби, бактерії, актиноміцети тощо), які називаються ендоситами. Грибні ендосити колонізують різноманітні рослинні тканини (Rodriguez et al., 2009). Вони можуть бути локалізовані всередині клітин або у міжклітинниках провідної системи.

Ендосити більш тісно пов'язані з рослиною і їх корисний вплив значно більший, ніж представників ризосферної мікрофлори. Ендоситні мікроорганізми виявляють нижчу конкуренцію за поживні речовини, ніж мікроорганізми, що живуть у ризосфері, і тому забезпечують низку переваг для рослини-господаря (Muñoz-Rojas & Caballero-Mellado 2003).

У рослин можуть формуватися асоціативні відносини з різними ендосимбіотичними мікроорганізмами, включаючи мікоризні гриби, ризосферні, епіфітні та ендоситні бактерії (Dighton et al., 2005; Giauque et al., 2018).

Ендоситні гриби, пов'язані з кореневою системою, зазвичай зустрічаються у покритонасінних і висока швидкість колонізації цими організмами описана для різних видів рослин та різних середовищ (Ananda & Sridhar, 2002; Newsham et al., 2009; Porras-Alfaro et al., 2009; Khidir et al., 2010; Toju et al., 2013).

Зазвичай асоціації між мікоризним грибом і рослиною набувають мутуалістичного характеру, ґрунтованого на обміні поживними речовинами між цими партнерами, де рослина постачає продукти асиміляції, а гриб сприяє активному поглинанню поживних речовин і води, колонізуючи кортикальні клітини коренів рослин та формуючи арбускули (Vierheilig, 2004; Janouskova et al., 2017).

Існують різноманітні гіпотези для опису взаємодії рослина-ендосит в сенсі підвищення стійкості до абіотичного стресу. Три типи традиційних взаємодій – мутуалізм, коменсалізм та паразитизм – можуть бути послідовними та стабільними формами співжиття у діапазоні дії абіотичного стресу принаймні для деяких типів ендоситних асоціацій. Посилення мутуалістичної взаємодії, з посиленням стресу, узгоджується з припущенням, що ендоситні гриби можуть діяти як захисники-мутуалісти.

За нестачі елементів живлення у ґрунті, зокрема фосфору, мікоризне інфікування та наступні мутуалістичні зв'язки стають особливо корисними для рослини-господаря. Проте, характер взаємодії може змінюватися за більш сприятливих умов, набуваючи характеру коменсалізму або паразитизму, оскільки витрати на утримання ендосимбіонта перевищують переваги від партнерства (Morgan et al., 2005; Krings et al., 2007).

Для деяких видів рослин, інфікованих грибами (переважно мітлиця висока та райграс багаторічний (Augé, 2001) і кількох трав'яно-ендоситних асоціацій (Cheplick & Faeth, 2008; Khidir et al., 2010), доведено, що інфіковані господарі можуть виявляти більшу стійкість до посушливих умов. Крім того, встановлено, що багато видів рослин, інфікованих грибами-ендоситами в умовах дефіциту поживних речовин в ґрунті відзначаються покращеним ростом та розвитком (Cheplick & Faeth, 2008; Urcelay et al., 2011; Trivedi et al., 2020).

Однак, аналіз витрат і переваг рослинно-ендоситного симбіозу уздовж градієнтів абіотичного стресу виявляє достатню варіативність, що ставить під сумнів концепцію саме захисного характеру мутуалізму. Варіабельність характеру симбіотичних відносин між рослиною та грибом-ендоситом на абіотичному градієнті відображає зміни у функції «витрати-переваги» та інтенсивності зараження ендоситом. Більшість грибних ендоситів визначаються як коменсали, або їх функції в рослинах ще не досліджені. (Krings et al., 2007).

Асоціації із симбіотичними ендоситними грибами вважаються ключовим компонентом реакції рослин на абіотичний стрес (Rodriguez et al., 2008). Повідомляють про грибні симбіонти, що покращують стійкість господаря до низки абіотичних стресів, включаючи посуху, спеку та засолення (Baltruschat et al., 2008; Rodriguez et al., 2009; Singh et al., 2011; Bagher et al., 2013; Gupta & Huang, 2014; Gupta et al., 2021; Moghaddam et al., 2021).

Стійкість рослин до стресу, яка забезпечується представниками деяких таксонів грибів, ймовірно передбачає їхню адаптацію до середовища існування, тобто види грибів, виділені з рослин, що зустрічаються у регіонах із високим рівнем екологічного стресу, є особливо ефективними для підвищення стресостійкості хазяїна (Rodríguez et al., 2008; Giaucue., 2018).

Ендоефітні гриби, адаптовані до стресу, здатні пом'якшувати негативні наслідки засолення шляхом покращення низки фізіологічних і біохімічних реакцій рослин, включаючи фотосинтез, швидкість транспірації, активність антиоксидантних ферментів і концентрації молекул осмопротекторів, таких як пролін і розчинні цукри (Rodríguez et al., 2008; Zarea et al., 2012; Azad & Kaminskyj, 2016; Li et al., 2017; Molina-Montenegro et al., 2020; Moghaddam et al, 2021). У цьому сенсі види грибів, адаптовані до стресу, потенційно можуть бути використані як біологічний агент для послаблення дії абіотичного стресу на рослини в агроценозах.

Ефекти впливу ендоефітних грибів можуть бути синергічними або адитивними, коли присутність кількох мутуалістів забезпечує переваги рослині-господарю (Gazis and Chaverri, 2015; González-Teuber, 2016; Bilal et al., 2020). Переваги мікоризи щодо послаблення абіотичного стресу з участю одного виду беззаперечні. Проте синергічні ефекти взаємодії кількох видів грибів практично не вивчалися. Виняток становлять результати нещодавнього дослідження, які свідчать, що співіснування між кількома видами-ендоефітами призводить до посилення толерантності рослин на комбінований абіотичний стрес (Bilal et al., 2020). Було показано, що рослини сої, інокульовані одночасно двома видами грибів-ендосимбіонтів, характеризувалися покращеним ростом, фотосинтезом і антиоксидантними механізмами у відповідь на дію таких стресогенних факторів, як важкі метали, висока температура, посуха, порівняно з рослинами, інокульованими одним видом або неінокульованими (Bilal et al., 2020).

Ці результати підкреслюють важливість взаємодії кількох симбіотичних партнерів для послаблення стресу у рослин. Для сільськогосподарських культур поєднання симбіотичних мікроорганізмів може бути корисним з точки зору розробки та вдосконалення стратегій управління агроценозами.

Незважаючи на те, що дослідження ендоефітних грибних угруповань у рослин останнім часом активізувалися, мало відомо про різноманітність і видовий склад ендоефітних грибів, пов'язаних із сільськогосподарськими культурами (Khan Khan et al., 2016; Zakaria et al., 2016).

Визнано, що близько 80 % видів наземних рослин, включаючи кіноа, утворюють арбускулярну мікоризу (Trouvelot et al., 2015), хоча протягом багатьох років, повідомлялося, що деякі види родини *Chenopodiaceae* (*Amaranthaceae*), не мають здатності до формування едафічного симбіозу з грибами (Rydlová & Vosfítka, 2001; Chaudhry et al., 2005).

Серед великого розмаїття едафічних організмів арбускулярні мікоризні гриби мають найбільшу здатність формувати симбіоз із коренями кіноа. У цьому сенсі

цей тип симбіозу є найбільш корисним типом взаємодії (Begum et al., 2019; Teste et al., 2020).

Відділ *Glomeromycota* є найважливішою групою грибів-мікоризоутворювачів. Арбускулярні мікоризні гриби цього відділу зустрічаються у більшості типів рослинності, де формують мутуалістичний симбіоз із коренями рослин. Незважаючи на поширення, описано відносно небагато представників цієї таксономічної групи.

Досліджено особливості двох видів, які колонізують кореневу систему кіноа. Вивчення видів *Glomus mosseae* та *Glomus tortuosum* на рослинах кіноа показало, що інокуляція *Glomus mosseae* йшла більш інтенсивно і цей вид виявив найвищий рівень колонізації.

Встановлено, що види *Talaromyces minioluteus* (*Penicillium minioluteum*) і *Penicillium murcianum* колонізують тканини коренів кіноа, що ростуть поблизу Салар-де-Атакама (González-Teuber et al., 2017). Виявлено, що *P. minioluteum* покращує толерантність рослини-господаря до водного стресу (González-Teuber et al., 2018). Тобто екофізіологічні реакції кіноа слід аналізувати в зв'язку з середовищем зростання, що важливо для вивчення особливостей цього виду.

Низка вчених підкреслюють існування едафічних мікроорганізмів, здатних підтримувати симбіотичні стосунки з різними сортами кіноа, однак, незважаючи на важливість цих асоціацій, їх актуальність та аналіз дотепер мало вивчені (Ruiz et al., 2014).

2. Посухостійкість кіноа як результат асоціацій з грибами-ендоефітами. Екстремальні кліматичні умови, включаючи спеку, посуху та засолення ґрунту є ключовими обмеженнями для росту та поширення рослин. (Houston & Hartley, 2003).

Кіноа вважається посухостійкою культурою, здатною рости та давати насіння у посушливих регіонах. Культура здатна адаптуватися до напів-посушливих і посушливих середовищ за межами регіону Анд, таких як Азія, Північна Африка, Близький Схід і Середземномор'я.

Рослини сформували різні механізми реакції для перенесення нестачі води. Ці механізми можна розділити на три групи: (1) морфологічні стратегії, такі як уникнення стресу, наприклад, заглиблені корені та фенотипна пластичність, пов'язана з онтогенетичними процесами; (2) фізіологічні стратегії, такі як антиоксидантний захист, стабілізація клітинної мембрани, регуляція росту рослин, продихова провідність і осмотичні пристосування; (3) молекулярні стратегії, такі як активація стресових білків (осмопротектори) і аквапорини (Orcutt & Nilsen, 2000; Jacobsen et al., 2003; Rodríguez & Isla, 2009; González et al., 2009; Hinojosa et al, 2018).

Унікальні асоціації кореневої системи кіноа та грибів можуть сприяти здатності рослини переносити умови посухи. Колонізація ендоефітними грибами покращує продуктивність *S. quinoa* та її здатність протистояти тривалим періодам посухи (González-Teuber et al., 2019; Begum et al., 2019).

Гриб *Penicillium minioluteum*, використовували для вивчення впливу корневих ендоефітних грибів на формування стресостійкості різних сортів кіноа до посухи. Результати продемонстрували збільшення біомаси коре-

невої системи на 40 % при обробці інокулянтом. Разом із тим, не виявлено покращення процесу фотосинтезу, продигової провідності або фотохімічної ефективності за наявності ендоефітних грибів. Таким чином, взаємодія між *P. minioluteum* і кіноа продемонструвала позитивну реакцію на формування біомаси коренів, але лише в умовах посухи (Hussin et al., 2017; González-Teuber et al., 2018).

З використанням ендоефіта *Piriformospora indica* та сорту кіноа valley «Hualhuas» було проведено дослідження у тепличних умовах. Результати показали успішну колонізацію *P. indica* кореневої системи рослин. Така асоціація може пом'якшити деякі наслідки посухи завдяки кращому надходженню води та поживних речовин до рослин, що призведе до збільшення загальної біомаси, провідності продихів, водного потенціалу листя та чистого фотосинтезу (Baltruschat et al., 2008).

Такий симбіоз дозволяє рослинам-господарям покращити свою продуктивність за рахунок підвищення продигової провідності, фотосинтезу, підтримувати тургорний тиск і клітинні функції, необхідні для метаболічних процесів в умовах водного стресу. Позитивний вплив колонізації грибами може посилити активність антиоксидантного ферменту в вегетативних органах кіноа. За умов посухи препарати грибів можуть сприяти синтезу аквапорину, який покращує поглинання води та підтримує водний баланс (Augé et al., 2016).

Мікоризні арбускулярні гриби, які зустрічаються виключно у природному середовищі існування диких родичів культурних рослин, є представниками роду *Glomus*, відомих своєю здатністю до активного поглинання мінералів і води в умовах висихання ґрунту, а також здатністю продукувати біоактивні сполуки. Роди *Acaulospora*, *Claroideoglomus* і *Rhizophagus* родини *Glomeromycota* виробляють багато міцелію, а також відомі високою інтенсивністю колонізації кореневої системи та ефективністю у забезпеченні коренів сполуками фосфору.

При вивчені особливості ендоефітних грибів, пов'язаних з коренями кіноа, а також бактеріальних ендоефітів у насінні цієї культури встановлено, що колонізація мікробними симбіонтами послаблює несприятливі ефекти абіотичних стресів у рослин, а симбіотичні асоціації з мікроорганізмами сприяють перенесенню рослинами стресогенних змін навколишнього середовища (González-Teuber et al., 2018 Hussin et al., 2017; Pitzschke, 2016).

Природними регіонами зростання кіноа є напівпустельні регіони з екстремальними умовами нестачі вологості та температури. Тому ймовірно, що мікроорганізми-симбіонти також пристосовані до цих стресогенних умов. Було виділено та ідентифіковано видове різноманіття бактерій та досліджені їхні екосистемні властивості (фіксація азоту, мобілізація фосфору). Бактерії були представлені видами: *Bacillus amyloliquefaciens*; *B. tequilensis*; *B. vallismortis*; *B. subtilis*; *B. pumilus*; *B. licheniformis* і *B. firmus* (виділені з листків). *B. aryabhattai*; *B. megaterium*; *B. pumilus* і *Paenibacillus odorifer*; *Pseudomonas sp.*; *B. subtilis*; *Azotobacter sp.* (ізольована з коренів);

B. subtilis; *B. pumilus*; *B. amiliquefaciens* (виділені з насіння). *B. cereus* і *B. thuringiensis* також були виділені з ризосфери, всі інші види були ендоефітами. Ці мікроорганізми мають великий потенціал для розробки біотехнології, адаптованої до кіноа.

Кіноа пристосована до широкого діапазону маргінальних сільськогосподарських ґрунтів, у тому числі до тих, що мають високий вміст солей та схильні до посухи. В низці робіт розглядається одночасно солестійкість і посухостійкість кіноа (Hinojosa et al., 2018; Adolf et al., 2013; Jacobsen et al., 2003; Trognitz, 2003; Choukr-Alah et al., 2016; Ruiz et al., 2016). Після публікації еталонного генома кіноа було проведено нові дослідження транскриптомів стійкості до посухи та засолення у культури (Jarvis et al., 2017).

3. Толерантність кіноа до засолення. Засолення ґрунту є основним екологічним фактором, лімітуючим продуктивність сільськогосподарських культур у всьому світі. Біологічний підхід до цієї проблеми зосереджений на технологічних підходах щодо вирощування рослин, здатних вегетувати та створювати врожай на засоленних ґрунтах.

Для сільського господарства майбутнього серед потенційних культур, адаптованих до зміни клімату, кіноа як факультативна галофітна рослина з винятковими харчовими властивостями, посідає чільне місце (Choukr-Alah et al., 2016).

Поступове засолення ґрунту, внаслідок зміни клімату, неминуче вплине на ґрунтовий мікробіом, а також рослинність. На відміну від інших факторів навколишнього середовища, таких як посуха, спека або висока освітленість, які можуть впливати на ріст рослин на різних стадіях розвитку, хімічний склад ґрунту та вологість визначають здатність насіння до проростання.

Адаптаційні стратегії рослин до високої солоності та стресу від важких металів мають багато спільного (Bose et al., 2014). Тому рослини-галофіти пропонують використовувати для фітореMediaції (Lutts & Basciñan-Godoy, 2015).

Кіноа – це солестійка рослина, яка росте навіть при зрошенні 100 % морською водою (Kougo & Eisa, 2008). Рослина може накопичувати іони солей у тканинах і регулювати водний потенціал листків для підтримання клітинного тургора і транспірації (Jacobsen et al., 2003; Gómez-Pando et al., 2010).

Для перенесення умов засолення ґрунту, окрім анатомічної та морфологічної пластичності, рослини розвинули численні фізіологічні механізми, наприклад, осмотичну адаптацію, підвищену антиоксидантну реакцію, іонний гомеостаз для підтримки росту рослин. Для осмотичного регулювання неорганічні іони (K^+ , Na^+ і Cl^-) і сумісні органічні розчини (наприклад, розчинні цукри, пролін, гліцинбетаїн і поліаміни) є ключовими осмолітами, які відіграють життєво важливу роль у зниженні водного потенціалу клітин (Adolf et al., 2013; Jaramillo et al., 2020; Azad & Kaminskyj, 2016).

Однак внесок в осмотичну адаптацію через накопичення органічних розчинених речовин під впливом сольового стресу все ще є дискусійним і залежить від

генотипу, тривалості та інтенсивності стресу, сумісного ефекту інших факторів, а також віку рослини (Zlatev & Lidon, 2012; Ruiz et al., 2016).

Молекулярний аналіз кореневої системи рослин кіноа, що зростають в умовах засолених ґрунтів поблизу Солонного озера пустелі Атакама в Чилі показав, що корені є притулком для різноманітної групи ендоефітних грибів. У грибній асоціації домінували роди *Penicillium*, *Phoma* та *Fusarium* (González-Teuber et al., 2017).

У рослин кіноа переваги від партнерства з грибами в умовах засолення включають індукцію антиоксидантних ферментів і антиоксидантних метаболітів, покращуючи фотосинтез і продуктивність рослин. Встановлено, що антиоксидантні сполуки, що виділяються рослинно-грибним симбіозом у стресових умовах, сприяють протидії окислювальному стресу у *S. quinoa*, викликаючому засоленістю.

Додаткові механізми, потенційно залучені до послаблення впливу солі на продуктивність рослин за допомогою ендосимбіотичних грибів у *S. quinoa*, досі невідомі та потребують подальшого дослідження. Важливою є синергічна дія кількох видів-симбіонтів, які створюють додаткові переваги для рослини-хазяїна.

Нещодавно були вивчені нові підходи, зокрема застосування галотолерантних ризобактерій для покращення фізіологічної реакції кіноа на стрес, викликаний засоленням (Yang et al., 2016; Yang et al., 2018).

Наприклад, ризобактерії, що стимулюють ріст рослин, використовували для послаблення негативних наслідків, спричинених сольовим стресом, завдяки їхній здатності фіксувати азот, виробляти сидерофори та фітогормони, розчиняти мінеральні нерозчинні фосфати (Ashraf & Foolad, 2005). Мікроорганізми не тільки впливають на властивості ґрунту, але й допомагають рослинам протистояти соляно-лужному стресу, регулюючи фізіологічні та біохімічні реакції у рослинах.

Янг А. разом із співавторами досліджували зв'язок між галотолерантними бактеріями, що стимулюють ріст рослин (*Enterobacter sp.* і *Bacillus sp.*) і кіноа в умовах засолення (Yang et al., 2016). Результати показали, що обидва штами пом'якшували негативний вплив солоності, зменшуючи поглинання Na^+ і покращуючи водний баланс.

Незважаючи на сприятливий вплив на розвиток рослин і перспективи для застосування, ендоефітні бактерії, що передаються насінням, досі мало вивчені. Проте встановлено, що основний вплив ендоефітів насіння на рослини-хазяї включає стимуляцію росту та захист від стресу (Truysens et al., 2015). Покращене проростання насіння за рахунок епіфітної мікрофлори пов'язане з секрецією біоактивних вторинних метаболітів або з продукцією ACC дезамінази, яка знижує рівень гормону стресу етилену (Glick, 2014; Xu et al., 2014, Bhagat et al., 2021).

Ендоефітна асоціація може захистити кіноа від інших потенційно патогенних мікроорганізмів, забезпечуючи таким чином життєздатність насіння та розвиток рослин. Представники епіфітної мікрофлори насіння кіноа здатні виробляти антимікробні речовини (Mousa &

Raizada, 2015). Крім такої антагоністичної дії проти фітопатогенів, мікробіота продукує фітогормони, 1-аміноциклопропан-1-карбоксилазу (ACC) дезаміназу та EPS для підтримки росту рослин в естремальних умовах.

Виявлено, що різноманітні види бактерій, такі як *Pseudomonas aeruginosa*, *Azotobacter vinelandii*, *Sphingomonas paucimobilis*, *Azotobacter*, *Paenibacillus*, *Klebsiella*, *Bacillus* і *Pseudomonas spp.* відіграють важливу роль у підтримці росту рослин в умовах абіотичного стресу.

Використання ризобактерій, що стимулюють ріст рослин (PGPR -*Plant Growth-Promoting Rhizobacteria*), сприяють росту рослин і також здатні покращити стійкість до стресу (Gururani & Upadhyaya, 2013; Elesawi et al., 2018; Tiwari & Lata, 2018; Kuzyakov & Razavi, 2019). Встановлено, що PGPR важливі для зменшення негативних наслідків абіотичних стресів, таких як посуха, екстремальні температури та вплив важких металів (Bresson et al., 2013; Gururani & Upadhyaya, 2013; Khan et al., 2019; Vardharajula et al., 2011).

Рід *Pseudomonas* належить до ризосферної мікрофлори. Вплив штаму *Pseudomonas sp.* на ріст і фізіологію проростків *S. quinoa* оцінювали шляхом інокуляції насіння при сольовому стресі. За таких умов бактеріальний штам сприяв збільшенню маси коренів та загальної біомаси проростків, а також стимуляції росту рослин. Вміст хлорофілу а та хлорофілу b підвищувався при інокуляції насіння. Тобто обробка насіння *S. quinoa* бактеріями може покращити стійкість до засолення (Cai et al., 2021). Невідомо, чи всі рослини кіноа з різних регіонів, містять ендоефітні бактерії у насінні, і чи відрізняється мікробіоти толерантних до засолення сортів кіноа від менш стійких сортів.

Дослідження вказують, що рослини завдячують своєю стійкістю вдалому поєднанню різних видів бактерій. Привабливою є перспектива використання бактеріальних штамів високотолерантних сортів кіноа на нестійких сортах, що дало б можливість підвищити толерантність останніх. Бактерії є перспективними кандидатами для стратегій управління стресом для росту та розвитку рослин (Bhagat et al., 2021).

Багато досліджень показали, що на додаток до властивих рослинам механізмів подолання сольового стресу, мікроорганізми, пов'язані з рослинами, можна використовувати для підвищення продуктивності рослин і врожайності у стресогенних умовах. Таким чином, біоремедіація засоленних ґрунтів потребує використання рослин і мікробів, здатних переносити засолення.

Інформація про толерантність кіноа до інших стресогенних абіотичних факторів, таких як мороз, заболочування та забруднення важкими металами, ультрафіолетове випромінювання та висока температура повітря, досить обмежена. Так, епіфітні мікроорганізми (*Pseudomonas sp.*, *Enterobacter sp.*) знижують фітотоксичність кадмію (Mastretta et al., 2009). Було виявлено, що стійкі до кадмію бактерії насіння (*Bacillus sp.*, *Pantoea sp.*) збільшують поглинання кадмію при повторній інокуляції в рослин-господарів, які зазнали впливу кадмію. Такі бактерії є перспективними для цілей фіторемедіації (Truysens et al., 2014).

Виняткова здатність кіноа до відновлення робить культуру ще більш пластичною. Велике різноманіття видів і штамів бактерій, пов'язаних з кіноа, є перспективним для розробки біотехнологічних препаратів для підвищення стійкості та продуктивності кіноа.

Висновки. Незважаючи на численні дослідження про вплив стресогенних абіотичних факторів на кіноа, багато питань залишається нез'ясованими. Майбутні дослідження повинні зосередитися на генетичних основах і механізмах, залучених до вивчення взаємозв'язів стійкості кіноа до абіотичного стресу та хімічного складу

рослин. Ця додаткова інформація дозволить селекціонерам цієї культури створювати нові сорти, які широко пристосовані до різних умов навколишнього середовища, і, у свою чергу, сприятиме світовому поширенню кіноа.

Нещодавні дослідження схрещування між кіноа та її дикими родичами мають на меті створення нових генетичних комбінацій з багатообіцяючими можливостями розмноження для вирощування в екстремальних умовах. Загалом кіноа є чудовою моделлю для вивчення механізмів стійкості до абіотичного стресу та нових генів для покращення рослин.

Бібліографічні посилання:

1. Adolf, V. I., Jacobsen, S.-E., & Shabala, S. (2013) Salt tolerance mechanisms in quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) *Environ. Exp. Bot.*, 92, 43–54. doi: 10.1016/j.envexpbot.2012.07.004
2. Aliyar, S., Aliasgharzad, N., Dabbagh Mohammadi Nasab, A. & Ostan, S. (2022). Effects of endophytic fungus *Serendipita indica* on growth and nutritional characteristics of quinoa under salinity stress conditions. *Journal of Sol Biology*, 10(1), 1–20. doi: 10.22092/sbj.2022.354464.218
3. Alvarez-Flores, R., Winkel, T. & Nguyen-Thi-Truc, A. (2014). Root foraging capacity depends on root system architecture and ontogeny in seedlings of three Andean *Chenopodium* species. *Plant Soil*, 380, 415–428. doi: 10.1007/s11104-014-2105-x
4. Ananda, K., & Sridhar, K.R., (2002) Diversity of endophytic fungi in the roots of mangrove species on west coast of India. *Can. J. Microbiol.*, 48 871–878. doi: 10.1139/w02-080. PMID: 12489776.
5. Ashraf, M. & Foolad, M. R. (2005) Pre-sowing seed treatment—A shotgun approach to improve germination, plant growth, and crop yield under saline and non-saline conditions, *Advances in Agronomy*, 88. Academic Press; Waltham, M.A., USA, 223–271. doi: 10.1016/S0065-2113(07)00002-8
6. Ashraf, M., Athar, H. R. Harris, P.J.C., & Kwon, T.R. (2008). Some prospective strategies for improving crop salt tolerance. *Advances in Agronomy*, 97, 45–110. doi: 10.1016/S0065-2113(07)00002-8
7. Augé, R.M., Toler, H. D. & Saxton, A. M. (2016) Mycorrhizal stimulation of leaf gas exchange in relation to root colonization, shoot size, leaf phosphorus and nitrogen: A quantitative analysis of the literature using meta-regression. *Front. Plant Sci.* doi: 10.3389/fpls.2016.01084
8. 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. doi: 10.1007/s13199-015-0370-y
9. Bagheri, A. A., Saadatmand, S., Niknam, V., Nejadstatar, T., & Babaeizad, V. (2013). Effect of endophytic fungus, *Piriformospora indica*, on growth and activity of antioxidant enzymes of rice (*Oryza sativa* L.) under salinity stress. *Int. J. Adv. Biol. Biomed. Res.*, 1, 1337–1350.
10. Baltruschat, H., Fodor, J., Harrach, B. D., Niemczyk, E., Barna, B., Gullner, G., et al. (2008). Salt tolerance of barley induced by the root endophyte *Piriformospora indica* is associated with a strong increase in antioxidants. *New Phytol.* 180, 501–510. doi: 10.1111/j.1469-8137.2008.02583.x
11. Baltruschat, H., Fodor, J., Harrach, B. D., Niemczyk, E., Barna, B., Gullner, G., et al. (2008). Salt tolerance of barley induced by the root endophyte *Piriformospora indica* is associated with a strong increase in antioxidants. *New Phytol.* 180, 501–510. doi: 10.1111/j.1469-8137.2008.02583.x
12. Bascuñán-Godoy, L., Reguera, M., Blumwald, Y. M., & Blumwald, E. (2016). Water deficit stress-induced changes in carbon and nitrogen partitioning in *Chenopodium quinoa* Willd. *Planta* 243, 591–603. doi: 10.1007/s00425-015-2424-z
13. Bazile D., Jacobsen, S. E. & Verniau, A. (2016), The global expansion of quinoa: Trends and Limits. *Frontiers in Plant Science*, 7, doi: 10.3389/fpls.2016.00622
14. Begum, N., Qin, C., Hanger, M., Raza, S., Khan, M.I., Ashraf, M., Ahmed, N. & Zhang, L. (2019) Role of arbuscular mycorrhizal fungi in plant growth regulation: Implications in abiotic stress tolerance. *Frontiers in Plant Science*, 10(1068), 1-15. doi: 10.3389/fpls.2019.01068
15. Bertero, H.D., De la Vega, A.J., Correa, G., Jacobsen, S.E. & Mujica, A. (2004) Genotype and genotype-by-environment interaction effects for grain yield and grain size of quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) as revealed by pattern analysis of international multi-environment trials. *Field Crop. Res.* 89, 299–318. doi: 10.1016/j.fcr.2004.02.006.
16. Bhagat, N, Raghav, M, Dubey, S. & Bedi, N. (2021) Bacterial Exopolysaccharides: Insight into Their Role in Plant Abiotic Stress Tolerance. *J Microbiol Biotechnol.* Aug 28, 31(8), 1045–1059. doi: 10.4014/jmb.2105.05009. PMID: 34226402
17. Bhargava, A., Shukla, S., Rajan, S. & Ohri, D. (2007) Genetic diversity for morphological and quality traits in quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) germplasm. *Genet. Resour. Crop Evol.*, 54, 167–173. doi: 10.1007/s10722-005-3011-0
18. Bhargava, A. & Ohri, D. (2016) Origin of genetic variability and improvement of quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) In: Rajpal V., Rao S., Raina S., editors. *Gene Pool Diversity and Crop Improvement*. Springer; Cham, Switzerland, 241–270.
19. Bhargava, S. & Sawant, K. (2013) Drought stress adaptation: Metabolic adjustment and regulation of gene expression. *Plant Breed*, 132, 21–32. doi: 10.1111/pbr.12004
20. Bhagat, N., Raghav, M., Dubey, S. & Bedi, N., (2021) Bacterial Exopolysaccharides: Insight into Their Role in Plant Abiotic Stress Tolerance. *J Microbiol Biotechnol.* Aug 28; 31(8), 1045-1059. doi: 10.4014/jmb.2105.05009. PMID: 34226402.

21. Bilal, S., Shazad, R., Imran, M., Jan, R., Min Kim, K., & Lee, I.-J. (2020). Synergistic association of endophytic fungi enhances Glycine max L. resilience to combined abiotic stresses: heavy metals, high temperature and drought stress. *Ind. Crops Prod.* 143:111931. doi: 10.1016/j.indcrop.2019.111931
22. Bitterlich, M., Roupael, Y., Graefe, J. & Franken, P. (2018) Arbuscular mycorrhizas: A promising component of plant production systems provided favorable conditions for their growth. *Front. Plant Sci.*, 9, 1329. doi: 10.3389/fpls.2018.01329
23. Bosque-Sanchez, H., Lemeur, R., Van Damme, P. & Jacobsen, S. E. (2003) Ecophysiological analysis of drought and salinity stress of quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.). *Food Reviews International* 19(1-2), 111-119. doi: 10.1081/FRI-120018874
24. Bulgarelli, D., Schlaeppi, K., Spaepen, S., Van Themaat, E. V. L. & Schulze-Lefert, P. Structure and functions of the bacterial microbiota of plants. *Annu. Rev. Plant Biol.* 2013, 64, 807–838.
25. Cai D, Xu Y, Zhao F, Zhang Y, Duan, H. & Guo, X. (2021) Improved salt tolerance of *Chenopodium quinoa* Willd. contributed by *Pseudomonas* sp. strain M30-35. *PeerJ.*, 9, e10702. doi: 10.7717/peerj.10702.
26. Cai, Z., Wang, X., Bhadra, S. & Gao, Q. (2020) Distinct factors drive the assembly of quinoa-associated microbiomes along elevation. *Plant and Soil*, 448, 55-69. doi: 10.1007/s11104-019-04387-1
27. Cheplick, G. P. & Faeth, S. (2009) *Ecology and Evolution of the Grass–endophyte Symbiosis*. Oxford University Press, Oxford.Christensen.
28. Choukr-Allah, R., Rao, N. K., Hirich, A., Shahid, M., Alshankiti, A., Toderich, K., Gill, S. & Butt, K. (2016) Quinoa for marginal environments: Toward future food and nutritional security in MENA and central Asia regions. *Frontiers in Plant Science*, 7(346). doi: 10.3389/fpls.2016.00346
29. Choukr-Allah, R., Rao, N.K., Hirich, A., Shahid, M., Alshankiti, A., Toderich, K., Gill, S. & Butt, K.U.R. (2016) Quinoa for marginal environments: Toward future food and nutritional security in MENA and central Asia regions. *Front. Plant Sci.*, 7, 346. doi: 10.3389/fpls.2016.00346.
30. Choudhary, D.K., Kasotia, A., Jain, S., Vaishnav, A., Kumari, S., Sharma, K.P., et al. (2015). Bacterial-mediated tolerance and resistance to plants under abiotic and biotic stress. *J. Plant Growth Regul.*, 35, 276–300. doi:10.1007/s00344-015-9521-x
31. Crozier, S. E. Thomas, M. C. Aime Evans, H. C. & Holmes, K. A. (2006) Molecular characterization of fungal endophytic morphospecies isolated from stems and pods of *Theobroma cacao*. *Plant Pathol.*, 55, 783–791. doi: 10.1111/j.1365-3059.2006.01446.x
32. Dighton, J. J. White, P. & Oudemans, (2005) *The Fungal Community: Its Organization and Role in the Ecosystem*. Taylor & Francis Group, CRC Press, Boca Raton, FL.
33. Fuentes, F. & Bhargava, A. (2011). Morphological analysis of quinoa germplasm grown under lowland desert conditions. *J. Agron. Crop Sci.* 197, 124–134. doi: 10.1111/j.1439-037x.2010.00445.x
34. García-Parra, M., Roa-Acosta, D., Stechauner-Rohringer, R., García-Molano, J.F., Bazile, D. & Plazas-Legui-zamón, N. (2020). Effect of temperature on the growth and development of quinoa plants (*Chenopodium quinoa* Willd.): A review on a global scale. *Sylwan*, 164(5), 411–433.
35. Gazis, R. & Chaverri, P. (2015). Wild trees in the Amazon basin harbor a great diversity of beneficial endosymbiotic fungi: is this evidence of protective mutualism? *Fungal Ecol.*, 17, 18–29. doi: 10.1016/j.funeco.2015.04.001
36. Giauque, H., Connor, E. W. & Hawkes, C. V. (2018). Endophyte traits relevant to stress tolerance, resource use and habitat of origin predict effects on host plants. *New Phytol.*, 221, 2239–2249. doi: 10.1111/nph.15504
37. Giauque, H., Connor, E. W. & Hawkes, C. V. (2018). Endophyte traits relevant to stress tolerance, resource use and habitat of origin predict effects on host plants. *New Phytol.*, 221, 2239–2249. doi: 10.1111/nph.15504
38. Gómez-Pando, L. R., Álvarez-Castro, R. & Eguiluz-de la Barra (2010) A. Short communication: Effect of salt stress on Peruvian germplasm of *Chenopodium quinoa* Willd.: A promising crop. *J. Agron. Crop Sci.* 196, 391–396. doi: 10.1111/j.1439-037X.2010.00429.x
39. González-Teuber, M., Urzúa, A., Plaza, P., & Bascuñán-Godoy, L. (2018) Effects of root endophytic fungi on response of *Chenopodium quinoa* to drought stress. *Plant Ecol.* 219, 231–240. doi: 10.1007/s11258-017-0791-1.
40. González-Teuber, M. (2016). The defensive role of foliar endophytic fungi for a South American tree. *AoB Plants* 8:lw050. doi: 10.1093/aobpla/plw050
41. González-Teuber, M., Vilo, C. & Bascuñán-Godoy, L. (2017) Molecular characterization of endophytic fungi associated with the roots of *Chenopodium quinoa* inhabiting the Atacama Desert, Chile. *Genom. Data.*, 11, 109–112. doi: 10.1016/j.gdata.2016.12.015
42. González, J. A., Gallardo, M., Hilal, M., Rosa, M. & Prado, F. E. (2009), Physiological responses of quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) to drought and waterlogging stresses: dry matter partitioning. *Botanical Studies*, 50, 35–42.
43. Grime, J. P. (2001) *Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties*. 2nd Edition, John Wiley & Sons, Properties: By J.P. Grime (2nd Edition). Wiley. ISBN 0-471-49601-4 (hbk), 417. doi: 10.1016/S0006-3207(02)00055-1
44. Gupta, B. & Huang, B. (2014). Mechanism of salinity tolerance in plants: physiological, biochemical, and molecular characterization. *Int. J. Genom.* 2014, 701596–701596. doi: 10.1155/2014/701596
45. Gupta, S., Schillaci, M., Walker, R., Smith, P. M. C. Watt, M. & Roessner, U. (2021). Alleviation of salinity stress in plants by endophytic plant-fungal symbiosis: current knowledge, perspectives and future directions. *Plant Soil*, 461, 219–244. doi: 10.1007/s11104-020-04618-w
46. Hinojosa, L, González, J. A., Barrios-Masias, F. H., Fuentes, F. & Murphy, K. M. (2018) Quinoa Abiotic Stress Responses: A Review. *Plants (Basel)*. Nov 29,7(4),106. doi: 10.3390/plants7040106
47. Houston, J. & Hartley, A. J. (2003). The central Andean westslope rainshadow and its potential contribution to the origin of hyperaridity in the Atacama Desert. *Int. J. Climatol.*, 23, 1453–1464. doi: 10.1002/joc.938

48. Hussain, M. I., Muscolo, A., Ahmed, M., Asghar, M. A. & AlDakheel, A. J. (2020). Agro-morphological, yield and quality traits and interrelationship with yield stability in quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) genotypes under saline marginal environment. *Plants*, 9, 1763. doi: 10.3390/plants9121763
49. Hussin, S., Khalifa, W., Geissler, N. & Koyro, H.-W. (2017) Influence of the root endophyte *Piriformospora indica* on the plant water relations, gas exchange and growth of *Chenopodium quinoa* at limited water availability. *J. Agron. Crop Sci.*, 203, 373–384. doi: 10.1111/jac.12199.
50. Janouskova, M., Krak, K., Vosatka, M., Puschel, D. & Storchova, H. (2017), Inoculation effects on root-colonizing arbuscular mycorrhizal fungal communities spread beyond directly inoculated plants. *PLoS ONE* 12(7), e0181525. doi: 10.1371/journal.pone.0181525
51. Jaramillo Roman, V., den Toom, L. A., Castro Gamiz, C., van der Pijl, N., Visser, R. G. F. & van Loo, E. N. (2020). Differential responses to salt stress in ion dynamics, growth and seed yield of European quinoa varieties. *Environ. Exp. Bot.*, 177, 104146. doi: 10.1016/j.envexpbot.2020.104146
52. Jacobsen, S. E., Mujica, A. & Jensen, C. R. (2003) The resistance of quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) to adverse abiotic factors. *Food Rev. Int.*, 19, 99–109. doi: 10.1081/FRI-120018872.
53. Jarvis, D. E., Ho Y. S., Lightfoot, D. J., Schmöckel, S. M., Li B., Borm, T. J. A., Ohyanagi, H., Mineta, K., Michell, C. T., Saber, N. et al. (2017) The genome of *Chenopodium quinoa*. *Nature*, 542, 307–312. doi: 10.1038/nature21370.
54. Karimi, G. Pourakbar, L. & Siavash Moghaddam, S. (2022). Effectiveness of fungal bacterial biofertilizers on agro-biochemical attributes of quinoa (*Chenopodium quinoa* willd.) under salinity stress. *Int. J. Environ. Sci. Technol.* doi: 10.1007/s13762-022-04427-x
55. Khan, A. L., Hamayun, M., Ahmad, N., Hussain, J. Kang, S.M., Kim, Y.H., Adnan, M., Tang, D.C., Waqas, M., Radhakrishnan, R., Hwang, 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, 893–902. doi: 10.4014/jmb.1103.03012
56. Khidir, H. H., Eudy, D. M., Porrás-Alfaro, A., Herrera, J., Natvig, D. O. & Sinsabaugh, R. L. (2010) A general suite of fungal endophytes dominate the roots of two dominant grasses in a semiarid grassland. *J. Arid Environ.*, 74, 35–42.
57. Koyro, H.W. & Eisa, S.S. (2008) Effect of salinity on composition, viability and germination of seeds of *Chenopodium quinoa*. *Willd Plant. Soil*, 302, 79–90
58. Krings, M., Taylor, T. N., Hass, H., Kerp, H., Dotzler, N. & Hermsen, E. J., (2007). Fungal endophytes in a 400-million-yr-old land plant: Infection pathways, spatial distribution, and host responses. *New Phytologist.*, 174, 648–657. doi: 10.1111/j.1469-8137.2007.02008.x
59. Li, L., Wang, X., Zhu, P., Wu, H., & Qi, S. (2017). Plant growth promoting endophyte *Piriformospora indica* alleviates salinity stress in *Medicago truncatula*. *Plant Physiol. Biochem.*, 119, 211–223. doi: 10.1016/j.plaphy.2017.08.029
60. Lutz, M. & Bascuñan-Godoy, L. (2017) The revival of quinoa: a crop for health. In: Waisundara V, Shiomi N (eds) *Superfood and functional food—an overview of their processing and utilization*. InTech, ISBN 978-953-51-5020-6, 37–54
61. Mastretta, C., Taghavi, C., Daniel van der Lelie, Mengoni, A., Galardi, F., Gonnelli, C., Barac, T., Boulet, J., Weyens, N. & Vangronsveld, J. (2009) Endophytic bacteria from seeds of *Nicotiana tabacum* can reduce cadmium phytotoxicity. *International Journal of Phytoremediation*, 11(3), 251–267. doi: 10.1080/15226510802432678
62. Moghaddam, M. S. H., Safaie, N., Soltani, J. & Hagh-Doust, N., (2021). Desert adapted fungal endophytes induce salinity and drought stress resistance in model crops. *Plant Physiol. Biochem.*, 160, 225–238. doi: 10.1016/j.plaphy.2021.01.022
63. Molina-Montenegro, M. A., Acuña-Rodríguez, I. S., Torres-Díaz, C., Gundel, P. E. & Dreyer, I. (2020). Antarctic root endophytes improve physiological performance and yield in crops under salt stress by enhanced energy production and Na⁺ sequestration. *Sci. Rep.*, 10, 5819. doi: 10.1038/s41598-020-62544-4
64. Muñoz-Rojas, J. & Caballero-Mellado (2003) Population dynamics of *Gluconacetobacter diazotrophicus* in sugarcane cultivars and its effect on plant growth. *Microbial ecology*, 46 (4), 454–464. doi: 10.1007/s00248-003-0110-3
65. Newsham, K. K. (2011) A meta-analysis of plant responses to dark septate root endophytes. *New Phytol.*, 190, 783–7934 doi: 10.1111/j.1469-8137.2010.03611.x
66. Newsham, K. K., Upson, R., & Read, D. J. (2009) Mycorrhizas and dark septate endophytes in polar regions. *Fungal Ecol.*, 2, 10–20. doi: 10.1016/j.funeco.2008.10.005
67. Oosten, V., Stasio, M. J., Cirillo, E. D., Silletti, V., Ventorino, S., Pepe, V., Raimondi, O. & Maggio, G. A., (2018). Root inoculation with *Azotobacter chroococcum* 76A enhances tomato plants adaptation to salt stress under low N conditions. *BMC Plant Biol.*, 18, 205
68. Orcutt, D. M. & Nilsen, E. T. (2000) *The Physiology of Plants under Stress Soil and Biotic Factors*. JohnWiley and Sons Inc., New York, 680 p
69. Ortiz, R., Ruiz-Tapia, E. N. & Mujica-Sanchez, A. (1998) Sampling strategy for a core collection of Peruvian quinoa germplasm. *Theor. Appl. Genet.*, 96, 475–483. doi: 10.1007/s001220050764
70. Parida, S. K. & Das, A. B. (2005). Salt tolerance and salinity effects on plants. *Ecotoxicol. Environ. Safety*, 60, 324–349. doi:10.1016/j.ecoenv.2004.06.010
71. Pitzschke, A. (2016) Developmental peculiarities and seed-borne Endophytes in Quinoa: Omnipresent, robust bacilli contribute to plant fitness. *Front. Microbiol.*, 7. doi: 10.3389/fmicb.2016.00002
72. Pitzschke, A. (2018) Molecular dynamics in germinating, endophyte-colonized quinoa seeds. *Plant Soil.*, 422, 135–154. doi: 10.1007/s11104-017-3184-2
73. Porrás-Alfaro, Herrera, J., Sinsabaugh, R. L., Odenbach, K. J., Lowrey, T. & Natvig, D. O. (2008) Novel root fungal consortium associated with a dominant desert grass. *Appl. Exp. Microbiol.*, 74, 2805–2813.

74. Pusztahelyi, T., Holb, I. J., & Pócsi, I. (2015). Secondary metabolites in fungus plant interactions. *Front. Plant Sci.*, 6, 573. doi: 10.3389/fpls.2015.00573
75. Radhakrishnan, R., Khan, A. L. & Lee, I.-J. (2013). Endophytic fungal pre-treatments of seeds alleviates salinity stress effects in soybean plants. *J. Microbiol.*, 51, 850–857. doi: 10.1007/s12275-013-3168-8
76. Rodríguez, R. J., Henson, J., Van Volkenburgh, E., Hoy, M., Wright, L., Beckwith, F., et al. (2008). Stress tolerance in plants via habitat adapted symbiosis. *ISME J.*, 2, 404–416. doi: 10.1038/ismej.2007.106
77. Rodríguez, L. A. & Isla, M. T. (2009) Comparative analysis of genetic and morphologic diversity among quinoa accessions (*Chenopodium quinoa* Willd.) of the South of Chile and highland accessions. *J. Plant Breed. Crop Sci.*, 1, 210–216.
78. Rodríguez, R. J., Redman, R. S. & Henson, J. M. (2004). The role of fungal symbioses in the adaptation of plants to high stress environments. *Mitig. Adapt. Strateg. Glob. Chang.*, 9, 261–272. doi: 10.1023/B:MITI.0000029922.31110.97
79. Rodríguez, R. J., White, J. F., Arnold, A. E., & Redman, R. S. (2009). Fungal endophytes: diversity and functional roles. *New Phytol.*, 182, 314–330. doi: 10.1111/j.1469-8137.2009.02773
80. Ruiz, K. B., Biondi, S., Oses, R., Acuña-Rodríguez, I. S., Antognoni, F., Martínez-Mosqueira, E. A., Coulibaly, A., Canahua-Murillo, A., Pinto M., Zurita-Silva, A., Bazile, D., Jacobsen, S. E., & Molina-Montenegro, M. A., (2014). Quinoa biodiversity and sustainability for food security under climate change. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 34(2), 349-359. doi: 10.1007/s13593-013-0195-0
81. Ruiz, K. B., Biondi, S., Martínez, E. A., Orsini, F., Antognoni, F. & Jacobsen, S.-E. (2016) Quinoa—A model crop for understanding salt-tolerance mechanisms in halophytes. *Plant Biosyst. Int. J. Deal. All Asp. Plant Biol.*, 150, 357–371. doi: 10.1080/11263504.2015.1027317
82. Ruiz, K. B., Aloisi, I., Del Duca, S., Canelo, V., Torrigiani, P., Silva, H., et al. (2016). Salares versus coastal ecotypes of quinoa: salinity responses in Chilean landraces from contrasting habitats. *Plant Physiol. Biochem.*, 101, 1–13. doi: 10.1016/j.plaphy.2016.01.010
83. Rydlová, J. & Vosfitka, M. 2001. Association of dominant plant species with arbuscular mycorrhizal fungi during vegetation development on coal mine spoil bank. *Folia Geobotanica*, 36, 85-97. doi: 10.1007/BF02803141
84. Shah, S. S., Shi, L., Li, Z., Ren, G., Zhou, B. & Qin, P. (2020). Yield, agronomic and forage quality traits of different quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) genotypes in Northeast China. *Agronomy*, 10, 1908. doi: 10.3390/agronomy10121908
85. Singh, L. P., Gill, S. S. & Tuteja, N. (2011). Unraveling the role of fungal symbionts in plant abiotic stress tolerance. *Plant Signal. Behav.*, 6, 175–191. doi: 10.4161/psb.6.2.14146
86. Soudzilovskaia, N. A., Van Bodegom, P. M., Terrer, C., Zelfde, M., McCallum, I., Luke-McCormack, M., Fisher, J., Brundrett, M., Cesar de Sa, N. & Tedersoo L. (2019). Global mycorrhizal plant distribution linked to terrestrial carbon stocks. *Nature Communications*. 10(5077), 1–10. doi: 10.1038/s41467-019-13019-2
87. Tapia, M. (2013) The Long Journey of Quinoa: Who wrote its history. In: Bazile D., Bertero H.D., Nieto C., editors. *State of the Art Report on Quinoa around the World* Volume 1. FAO; Santiago, Chile: CIRAD; Montpellier, France, 2015, 1–7.
88. Toju, H., Yamamoto, S., Sato, H., Tanabe, A., Gilbert, G. & Kadowaki, K. (2013) Community composition of root-associated fungi in a *Quercus* dominated temperate forest: “codominance” of mycorrhizal and root-endophytic fungi. *Ecol. Evol.*, 3, 1281–1293. doi: 10.1002/ece3.546
89. Trognitz, B. R. (2003) Prospects of breeding quinoa for tolerance to abiotic Stress. *Food Rev. Int.*, 19, 129–137. doi: 10.1081/FRI-120018879
90. Trivedi, P, Leach, J. E., Tringe, S. G., Sa, T. & Singh, B. K. (2020) Plant-microbiome interactions: from community assembly to plant health. *Nature Reviews Microbiology.*, 18, 607–621. doi: 10.1038/s41579-020-0412-1
91. Vierheilig, H. (2004). Further root colonization by arbuscular mycorrhizal fungi in already mycorrhizal plants is suppressed after a critical level of root colonization. *Journal of Plant Physiology* 161: 339-341. doi: 10.1078/0176-1617-01097
92. Vimal, S. R., Singh, J. S., Arora, N. K., Singh, S. (2017) Soil-plant-microbe interactions in stressed agriculture management: a review. *Pedosphere*, 27(2), 177–192. doi:10.1016/S1002-0160(17)60309-6
93. Vinale, F., Nicoletti, R., Lacatena, F., Marra, R., Sacco, A., Lombardi, N. et al. (2017). Secondary metabolites from the endophytic fungus *Talaromyces pinophilus*. *Nat. Prod. Res.*, 31, 1778–1785. doi: 10.1080/14786419.2017.1290624
94. Visagie, C., Houbraken, J., Frisvad, J. C., Hong, S. B., Klaassen, C., Perrone, G. et al. (2014). Identification and nomenclature of the genus *Penicillium*. *Stud. Mycol.* 78, 343–371. doi: 10.1016/j.simyco.2014.09.001
95. Urcelay, C., Acho, J. & Joffre, R., (2011). Fungal root symbionts and their relationship with fine root proportion in native plants from the Bolivian Andean highlands above 3,700 m elevation. *Mycorrhiza*, 21, 323–330. doi: 10.1007/s00572-010-0339-x
96. White, J. F. & Torres, M. S. (2010). Is plant endophyte-mediated defensive mutualism the result of oxidative stress protection? *Physiol. Plant.* 138, 440–446. doi: 10.1111/j.1399-3054.2009.01332.x
97. Yang, A., Akhtar, S.S., Iqbal, S., Amjad, M., Naveed, M., Zahir, Z.A., & Jacobsen, S.-E., (2016) Enhancing salt tolerance in quinoa by halotolerant bacterial inoculation. *Funct. Plant Biol.*, 43, 632–642. doi: 10.1071/FP15265
98. Yang, A., Akhtar, S.S., Iqbal, S., Qi, Z., Alandia, G., Saddiq, M.S., & Jacobsen, S.-E., (2018) Saponin seed priming improves salt tolerance in quinoa. *J. Agron. Crop Sci.*, 204, 31–39. doi: 10.1111/jac.12229
99. Yang, A., Akhtar, S. S., Iqbal, S., Qi, Z., Alandia, G., Saddiq, M. S., & Jacobsen, S. E. (2018) Saponin seed priming improves salt tolerance in quinoa. *Journal of Agronomy and Crop Science.*, 204, 31–39. doi: 10.1111/jac.12229
100. Zakaria, L., Jamil, M. I., & Anuar, I. S. (2016) Molecular characterisation of endophytic fungi from roots of wild banana (*Musa acuminata*). *Trop. Life Sci. Res.*, 27, 153–162.

101. Zarea, M., Hajinia, S., Karimi, N., Goltapeh, E. M., Rejali, F. & Varma, A., (2012). Effect of Piriformospora indica and Azospirillum strains from saline or nonsaline soil on mitigation of the effects of NaCl. Soil Biol. Biochem. 45, 139–146. doi: 10.1016/j.soilbio.2011.11.006
102. Zhang, F., Wang, Y., Liu, C., Chen, F., Ge, H., Tian, F. et al. (2019). Trichoderma harzianum mitigates salt stress in cucumber via multiple responses. Ecotoxicol. Environ. Saf., 170, 436–445. doi: 10.1016/j.ecoenv.2018.11.084
103. Zhang, S., Xu, B., & Gan, Y (2019) Seed treatment with Trichoderma longibrachiatum T6 promotes wheat seedling growth under NaCl stress through activating the enzymatic and nonenzymatic antioxidant defense systems. Int J Mole Sci., 20(15), 3729. doi:10.3390/ijms20153729
104. Zhu, J. K. (2001). Plant salt tolerance. Trends Plant Sci., 6, 66–71. doi: 10.3389/fpls.2016.01787
105. Zlatev, Z., & Lidon, F.C., (2012) An overview on drought induced changes in plant growth, water relations and photosynthesis. Emir. J. Food Agric., 24, 57–72. doi:10.9755/ejfa.v24i1.10599

Trotsenko N.V., PhD student, Sumy National Agrarian University, Sumy, Ukraine

Melnyk A.V., Doctor (Agricultural Sciences), Professor, Sumy National Agrarian University, Sumy, Ukraine

Stress resistance of quinoa and the role of endophyte symbionts in its formation

The main reason for the crop loss (up to 50 %) in the whole world in agrarian production is abiotic stress. The quinoa crop (Chenopodium quinoa Willd. (Amaranthaceae) is unique not only for its nutritional value, but also for its high tolerance to the action of many stressogenic factors due to wide genotypic variability. It has been proven that endosymbionts - microscopic fungi and bacterias – can change the reaction of plants to all kinds of adverse environmental changes. Plants can form associative relationships with mycorrhizal fungi, rhizospheric, epiphytic and endophytic bacterias based on the type of mutualism or synergism. Colonization by microbial symbionts potentially mitigates the adverse effects of abiotic stresses in quinoa plants. There are various hypotheses to describe the plant–endophyte interaction in the sense of increased resistance to abiotic stress. It has been shown that stress-adapted endophytic fungi, as symbionts of plants, are able to mitigate the negative effects of salinity or drought by changing a number of physiological and biochemical reactions of plants. Quinoa is considered a drought-tolerant crop capable of growing and producing seeds in semi-arid and arid regions. Evolutionarily, plants have formed various mechanisms and reactions to tolerate water shortage: morphological, physiological and molecular. But in addition to morpho-physiological adaptations that ensure plant tolerance, associative relationships with endophytic fungi deserve special attention. It is the group of mycorrhizal fungi as mutualistic partners of plants that is able to reduce the stressogenic effects of drought and salinity. Quinoa is adapted to a wide range of marginal agricultural soils that are susceptible to the effects of such negative abiotic factors. The role of mycorrhizal endophytes in mitigating these stressogenic effects on plants has been proven. In addition to fungi, the positive role of halotolerant rhizobacteria associated with the quinoa root system in alleviating salinity stress was also revealed. Plant-associated microorganisms can be used to improve plant performance and yield under stressful conditions. The diversity of bacterial species and strains associated with quinoa is an attractive prospect for the development of biotechnological drugs to enhance plant resistance to stresses and increase crop productivity. Peculiarities of edaphic microorganisms capable of maintaining symbiotic relationships with different quinoa ecotypes, despite the importance of these associations and their relevance, remain little studied until now.

Key words: quinoa, abiotic stress, stressogenic factors, endosymbionts, mycorrhizal fungi, bacterias, mutualism, synergism, stress-adapted and drought-tolerant crop, crop productivity.