

ВЛИЯНИЕ ЭНДОФИТНОГО ГРИБА *METARHIZIUM ROBERTSII* НА РОСТ И РАЗВИТИЕ КОРМОВЫХ БОБОВ СОРТА СИБИРСКИЕ

¹Т.А. Садохина, кандидат сельскохозяйственных наук

²А.Н. Садохин, студент

¹Сибирский федеральный научный центр агробиотехнологий РАН, Новосибирск, Россия

²Новосибирский государственный аграрный университет, Новосибирск, Россия

E-mail: sadohina78@yandex.ru

Ключевые слова: эндофитный гриб, урожайность, устойчивость, стимуляция роста, *Metarhizium robertsii*.

Реферат. Представлены результаты изучения влияния эндофитного гриба *Metarhizium robertsii* на рост и развитие кормовых бобов сорта Сибирские. Эндофиты — чрезвычайно распространенные разнообразные микроорганизмы, которые живут в здоровых тканях хозяина, не вызывая видимых симптомов болезней. Исследования проведены в 2020–2022 гг. Предпосевная обработка семян кормовых бобов (*Vicia faba* L.) энтомопатогенным грибом *M. robertsii* с последующим выращиванием в полевых условиях способствовала ускорению ростовых процессов, формированию большей биологической массы и увеличению урожайности. Эффективность энтомопатогенного гриба *M. robertsii* оценивали в полевом опыте в условиях лесостепной зоны Западной Сибири на черноземе выщелоченном. Использование на кормовых бобах *M. robertsii* достоверно увеличивало урожайность зерна на 10–15% в зависимости от условий года в 2020 и 2022 гг. (тест Манна-Уитни, $p = 0,036715$ и $0,012186$ соответственно), высоту растений — на 6–16 см (тест Манна-Уитни, $p = 0,010023$), а также облиственность и массу 1000 зерен. Установлено достоверное увеличение числа активных клубеньков на корнях растений кормовых бобов, на которых применялась обработка *M. robertsii*. Полученные результаты свидетельствуют о том, что обработка семян бобов энтомопатогенным грибом *M. robertsii* 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.

INFLUENCE OF THE ENDOPHYTIC FUNGUS *METARHIZIUM ROBERTSII* ON THE GROWTH AND DEVELOPMENT OF FORAGE BEANS SIBERIAN VARIETIES

¹T.A. Sadokhina, PhD in Agricultural Sciences

²A.N. Sadokhin, student

¹Siberian Federal Scientific Center for Agrobiotechnologies RAS,

Novosibirsk, Russia

²Novosibirsk State Agrarian University, Novosibirsk, Russia

E-mail: sadohina78@yandex.ru

Keywords: endophytic fungus, productivity, resistance, growth stimulation, *Metarhizium robertsii*

Abstract. The results of studying the influence of the endophytic fungus *Metarhizium robertsii* on the growth and development of fodder beans of the Sibirskie variety are presented. Endophytes are ubiquitous, diverse microorganisms that live in healthy host tissues without causing visible disease symptoms. The studies were conducted in 2020–2022. Pre-sowing treatment of broad bean seeds (*Vicia faba* L.) with the entomopathogenic fungus *M. robertsii*, followed by cultivation in field conditions, contributed to the acceleration of growth processes, the formation of greater biological mass and increased yield. The effectiveness of the entomopathogenic fungus *M. robertsii* was assessed in a field experiment on leached chernozem in the forest-steppe zone of Western Siberia. *M. robertsii* on broad beans significantly increased grain yield by 10–15% depending on year conditions in 2020 and 2022. (Mann-Whitney test, $p = 0.036715$ and 0.012186 , respectively), plant height - by 6–16 cm (Mann-Whitney test, $p = 0.010023$), foliage, and weight of 1000 grains. A significant increase in active nodules on the roots of broad bean plants treated with *M. robertsii* was established. The results indicate that treating bean seeds with the entomopathogenic fungus *M. robertsii* before sowing can increase crop yield and stimulate growth processes. In

the future, this technique can be used in agricultural practice on other legumes. This work is the first study of the influence of entomopathogenic fungi on broad beans when grown in the continental climate of Western Siberia.

Кормовые бобы (*Vicia faba* L.) – одна из древнейших культур, возделываемая в настоящее время в 58 странах мира и занимающая третье место среди зернобобовых [1]. В настоящее время они получили наибольшее распространение в странах Средиземноморья (Западная Европа, Египет и др.), а также в Бразилии. Средняя урожайность кормовых бобов составляет 1,5 т/га, т. е. на уровне средней для всех зернобобовых культур.

В нашей стране в 2005 г. площади возделывания кормовых бобов насчитывали около 20 тыс. га, в настоящее время точных данных по посевным площадям этой культуры нет. Селекция кормовых бобов ведется в очень мизерных масштабах. Однако с учетом современного положения в мировом и отечественном земледелии площади под этой ценнейшей зернобобовой культурой должны быть расширены, тем более в Сибири выведен свой сорт кормовых бобов – Сибирские.

Бобы обладают рядом ценных качеств: производят ценный растительный белок [2, 3], имеют очень высокую питательность и перевариваемость. Кормовые бобы содержат: воды – 12,6, белка – 26,2 (больше, чем горох), углеводов – 49, жира – 0,9, золы – 3,8 и клетчатки – 75%. Крахмала кормовые бобы содержат 33–40%, а зола на 50% состоит из фосфора [2]. Фиксируют свободный азот (до 300 кг/га) [4, 5], обладают высоким потенциалом продуктивности – до 70–80 ц/га [6, 7], являются одной из наиболее востребованных культур в условиях глобального потепления и изменения климата из-за своей уникальной адаптивности к различным почвенно-климатическим условиям [6].

Поэтому в настоящее время стоит проблема поиска экологически безопасных подходов и приемов, повышающих урожайность этой ценной белковой культуры [8]. Один из способов достижения поставленных целей – интегрировать полезные микробиомы растений, которые улучшают рост растений, повышают эффективность использования питательных веществ, устойчивость к абиотическим стрессам и болезням, в сельскохозяйственное производство [9]. В этом плане особый интерес представляют

эндофитные грибы, которые колонизируют растение, не вызывая видимых повреждений во время части или всего жизненного цикла [10–12]. Данные грибы способны улучшить агрегацию почвы, увеличить поглощение воды, обеспечить защитный барьер против патогенов, продуцируя различные метаболиты (аминокислоты, витамины, фитогормоны и антиоксидантные ферменты), повышают устойчивость растений к биотическим и абиотическим факторам окружающей среды и в конечном счете увеличивают продуктивность культуры [13–16]. Многие исследования показали улучшение усвоения питательных веществ и стимулирование роста растений эндофитным грибом *robertsii*.

Цель исследований – определить влияние эндофитного гриба *Metarhizium M. robertsii* на ростовые процессы и урожайность кормовых бобов сорта Сибирские. Данная работа является первым исследованием влияния энтомопатогенных грибов *M. robertsii* на кормовые бобы, выращенные в полевых условиях континентального климата Сибири.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследования проводились в 2020–2022 гг. на полевом стационаре СибНИИ кормов СФНЦА РАН, расположенном в северной лесостепи Приобья Новосибирской области. Почва опытного участка – чернозем выщелоченный среднемогучий среднесуглинистый с содержанием гумуса в слое 0–20 см около 6%. По климатическим ресурсам это умеренно теплый, недостаточно увлажненный агроклиматический район.

Погодные условия в годы проведения исследований значительно различались. Гидротермические условия вегетационного периода 2020 г. характеризовались повышенными температурами мая (на 4,6° С) и близкими к норме температурами июля и июня, неравномерным распределением осадков. По климатическим ресурсам этот год исследования можно охарактеризовать как близкий к климатической

норме (рис. 1). За вегетационный период 2021 г. сумма выпавших осадков составила 202 мм, (ГТК 0,9). За период с мая по август сумма температур выше 10° С составила 2090°С. Вегетационный период 2022 г. характеризуется как

засушливый (ГТК 0,6 за май–сентябрь), сумма выпавших осадков составила 130 мм, сумма активных температур выше +10°С за период с мая по август – 2140°С. Осадки распределялись неравномерно.

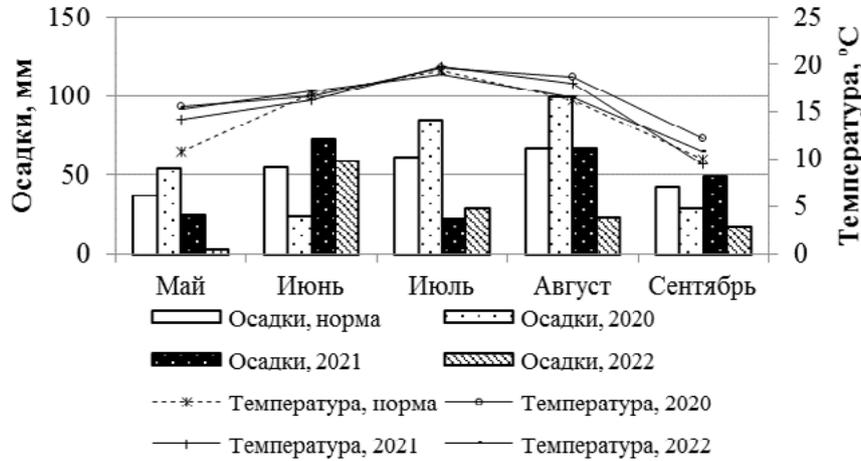


Рис. 1. Агрометеорологические условия вегетационных периодов 2020–2022 гг., метеостанция «Огурцово»
Agrometeorological conditions of the growing seasons 2020–2022, weather station “Ogurtsovo”

Полевой эксперимент включал два варианта. Конидии грибов *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 – 0,04% Твин-20. Использовали штаммы энтомопатогенных грибов *M. robertsii* (P-72), 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 во второй декаде мая, при температуре почвы на глубине 6–8 см 8–10°С. При посеве ширина между рядками составляла 70 см, норма высева – 400 тыс. всхожих зерен на 1 га. Учетная площадь делянки – 39 м².

Рост растений оценивали в течение вегетационного периода при наступлении основных фаз (26–28, 41–43, 79–82-е сутки). Для определения параметров роста растений в поле из каждой повторности случайным образом отбирали 10 растений (50 растений в каждом варианте). Продолжительность межфазных периодов определяли по следующим фазам

развития кормовых бобов: полные всходы, 5–6 листьев, ветвление, цветение, образование бобов, налив семян и созревание. Параметры урожая оценивали после уборки. Компоненты урожайности анализировали путем оценки 10 случайных растений на каждом ранее разграниченном участке во время сбора урожая.

Анализ массива данных выполняли с использованием Statistica 8 (StatSoftInc, США) и PAST 3. 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 данные были проанализированы с помощью теста Краскела–Уоллиса, а затем теста Данна или с использованием критерия Манна–Уитни.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В условиях Западной Сибири впервые обнаружено, что обработка семян кормовых бобов энтомопатогенным грибом *M. robertsii* стимулирует рост и увеличивает урожайность. Эффект от использования грибов в опыте проявился уже в начальные фазы развития кормовых бобов и сохранялся в течение всего вегетационного периода (рис. 2).



Рис. 2. Растения кормовых бобов в фазы 5–6 листьев (а), цветения (б) и образования бобов – налива семян (в)
Broad bean plants in the phases of 5-6 leaves (a), flowering (b) and formation of beans - seed filling (c)

Высота растений, обработанных *M. robertsii* отличалась на 6 до 16 см от контрольных в разные фазы развития (рис. 3). В фазе 5–6 листьев получена достоверная прибавка 15 % у опытных растений (тест Манна-Уитни, $p =$

0,0002). В фазу образования бобов отмечены статистически значимые различия по высоте растений между контролем и растениями, семена которых обработаны *M. robertsii*, на 14% (тест Манна-Уитни, $p = 0,010023$).

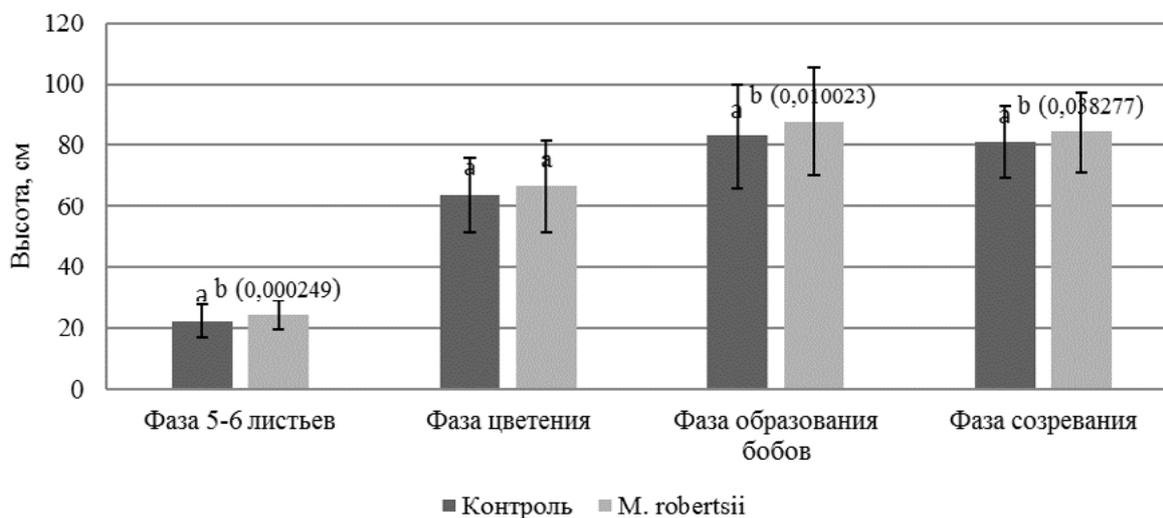


Рис. 3. Высота кормовых бобов (в среднем за 2020–2022 гг.) (Здесь и далее: буквы – значимость отличия по тесту Манна-Уитни ($p < 0,05$); планки погрешностей – стандартное отклонение)

Height of broad beans (average for 2020–2022) (from now on, letters - the significance of difference according to the Mann-Whitney test ($p < 0.05$); error bars - standard deviation)

Обработка семян кормовых бобов грибом *M. robertsii* существенно повлияла на нарастание надземной массы растений от фазы ветвле-

ния (рис. 4). В фазу бутонизации достоверная прибавка составила 13 % (тест Манна-Уитни, $p = 0,009813$).

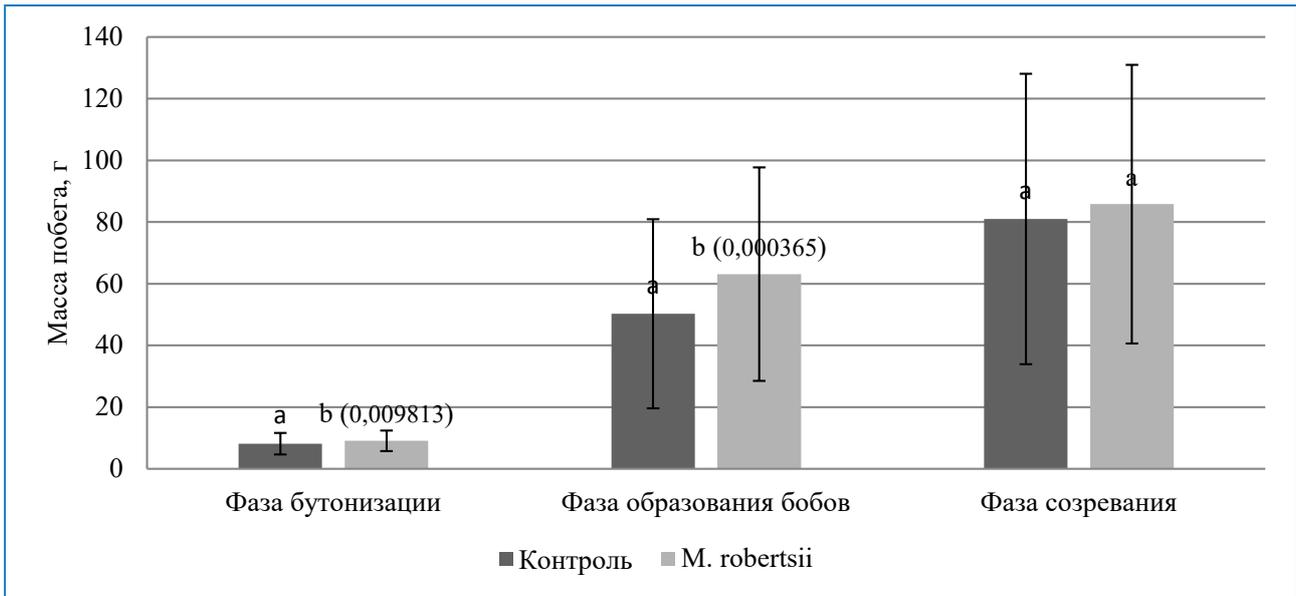


Рис. 4. Масса побегов кормовых бобов (в среднем за 2020–2022гг.)

Планки погрешностей – стандартное отклонение

Weight of broad bean shoots (average for 2020–2022) Error bars - standard deviation

В фазу образования бобов отмечены статистически значимые различия по массе растений в контроле и варианте с обработкой семян *M. robertsii* на 18% (тест Манна-Уитни, $p = 0,000365$). Так как с этого момента начинается интенсивное потребление элементов питания из почвы, есть вероятность, что грибок *M. robertsii* создавал более благоприятные условия для этого в ризосфере кормовых бобов.

Обработка семян кормовых бобов энтомопатогенным грибом *M. robertsii* способствовала более мощному развитию корневой системы с большим количеством боковых корней и появлению активных азотфиксирующих ризобийальных клубеньков. Обработка семян энтомопатогенным грибом способствовала большей активности симбиотической деятельности на всех этапах развития растений кормовых бобов в 2020–2022 гг. (рис. 5).

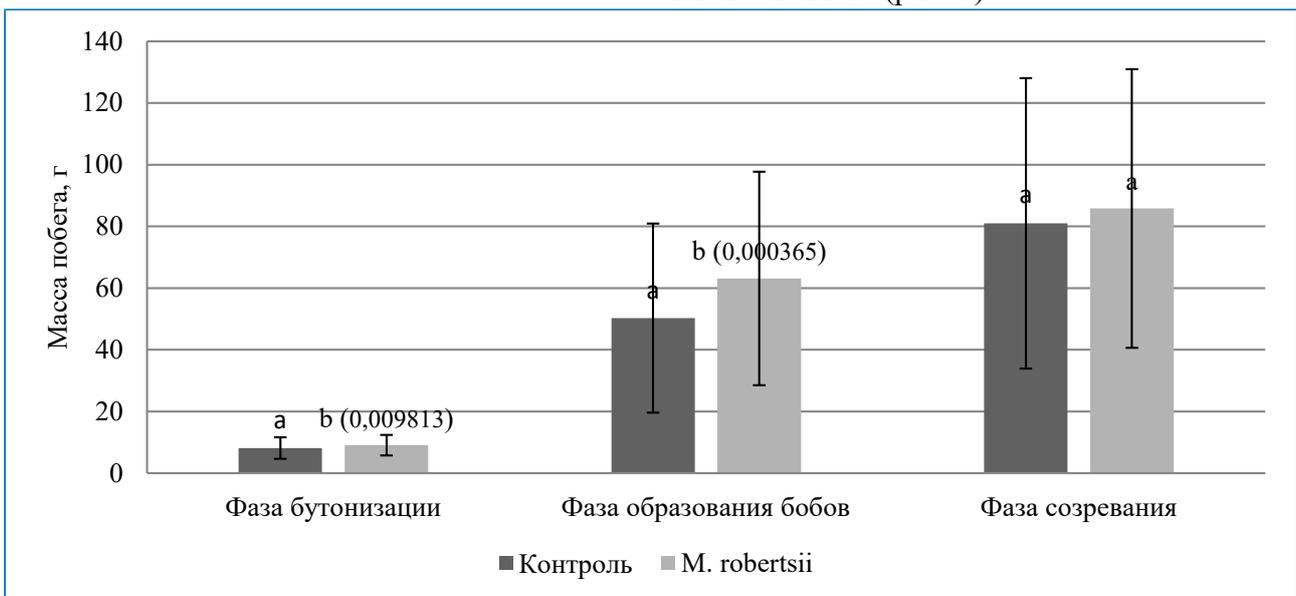


Рис. 5. Количество клубеньков на кормовых бобах (в среднем за 2020–2022гг.)

Number of nodules on broad beans (average for 2020–2022)

Отмечено, что растения в контрольном варианте были больше подвергнуты поражению: наблюдалось потемнение и отмирание боковых корней, язвы, перетяжки на основном стебле, меньше число активных клубеньков. В фазу бутонизации выявлено увеличение числа клубеньков при обработке бобов *M. robertsii* по сравнению с контролем (тест Манна-Уитни, $p = 0,003033$). Наибольшая разница с контролем была зафиксирована в среднем через 8–9 недель после посева (фаза образования бобов) – в 2,0 раза (тест Манна-Уитни, $p = 0,00000$). К концу вегетации кормовых бобов (72–80-й день после посева) эти различия сглаживаются, но остаются достоверными (тест Манна-Уитни, $p = 0,000385$). Связано это с физиологическими процессами старения растений.

Анализ данных по структуре урожая показывает, что изучаемый вид грибов положительно влиял на анализируемые признаки. Высота

растений в опытном варианте имела четкую тенденцию к увеличению по отношению к контролю. 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 и на массу 1000 зерен, она была выше контроля от 8–10 до 14,8–16,2 % (в зависимости от года исследований).

Интегральным показателем эффективности того или иного агроприема является урожайность. При обработке кормовых бобов *M. robertsii* она достоверно увеличивалась на 10–15% в зависимости от условий года в 2020 и 2022 гг. (тест Манна-Уитни, $p = 0,036715$ и $0,012186$ соответственно) (таблица).

Урожайность кормовых бобов (в среднем за 2020–2022 гг.)
Broad bean yield (2020–2022 average)

| Вариант | Урожайность, ц/га | | | Прибавка к контролю, ц/га | | |
|---------------------|-------------------|-------------|--------------|---------------------------|------------|------------|
| | 2020 г. | 2021 г. | 2022 г. | 2020 г. | 2021 г. | 2022 г. |
| <i>M. robertsii</i> | 18,9 ± 0,48 | 22,7 ± 1,82 | 21,4 ± 1,74 | - | - | - |
| Контроль | 16,9 ± 1,21* | 20,8 ± 1,73 | 18,5 ± 0,69* | 1,9 ± 0,92 | 1,9 ± 1,19 | 2,9 ± 1,11 |
| НСР ₀₅ | 1,34 | 1,48 | 1,37 | | | |

* Значимость по тесту Манна-Уитни ($p < 0,05$).

* Significance by Mann-Whitney test ($p < 0,05$).

В результате проведенных исследований впервые установлено, что обработка семян кормовых бобов энтомопатогенным грибом *M. robertsii* с последующим выращиванием в полевых условиях стимулировала вегетативное развитие растений, способствовала повышению урожайности, устойчивости к некоторым средовым стрессам в период вегетации в условиях лесостепной зоны Западной Сибири.

ВЫВОДЫ

1. Обработка семян кормовых бобов (*Vicia faba* L.) сорта Сибирские энтомопатогенным грибами *M. robertsii* с последующим выращиванием в полевых условиях способствовала ускорению ростовых процессов, формированию большей биологической массы и увеличению урожайности изучаемой культуры.

2. Предпосевная обработка семян кормовых бобов *M. robertsii* достоверно увеличивала урожайность культуры на 10–15% в зависимости от условий года в 2020 и 2022 гг. (тест Манна-Уитни, $p = 0,036715$ и $0,012186$ соответственно), высоту растений на 6–16 см в разные фазы развития (тест Манна-Уитни, $p = 0,0002$).

3. Установлено достоверное увеличение числа активных клубеньков на корнях растений, на которых применялась обработка *M. robertsii*, в 2,0 раза (тест Манна-Уитни, $p = 0,00000$).

4. Полученные данные представляют собой существенную основу для постановки дальнейших, более детальных исследовательских вопросов, направленных на совершенствование знаний об экологической роли эндофитов в природных экосистемах.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Sing A.K., Bharati R., Pedapati A. An assessment of faba bean (*Vicia faba* L.) current status and future prospect // *African Journal of Agricultural Research*. – 2013. – Vol. 8 (50). – P. 6634–6641.
2. Зотиков В.И., Сидоренко В.С., Грядунова Н.В. Развитие производства зернобобовых культур в Российской Федерации // *Зернобобовые и крупяные культуры*. – 2018. – № 2 (26). – С. 4–10. – DOI: 10.24411/2309-348X-2018-10008.
3. Малец А., Пестис В., Кисла Н. Кормовые бобы – доступный источник белка // *Животноводство России*. – 2019. – № 12. – С. 13–15. – DOI: 10.25701/ZZR.2019.46.26.014.
4. Завалин А.А., Соколов О.А., Шмырева Н.Я. Экология азотфиксации. – М.: РАН, 2019. – 252 с.
5. Investigating the Involvement of Cytoskeletal Proteins MreB and FtsZ in the Origin of Legume-Rhizobial Symbiosis / Wenlong Zhao, Huixia Zhu, Feng Wei [et al.] // *Mol Plant Microbe Interact*. – 2021. – May, Vol. 34 (5). – P. 547–559. – DOI: 10.1094/MPMI-10-20-0299-FI.
6. Вороничев Б.А., Коломейченко В.В. Кормовые бобы – надежный резерв увеличения производства растительного белка // *Кормопроизводство*. – 2003. – № 5. – С. 14–18.
7. Wulfgang S. Ergebnisse der EU-Sortenversuchemit Ackerbohnen und Futtererbsen // *Raps*. – 2001. – Vol. 19, N 1. – P. 44–47.
8. Petrusán János-István, Rawel Harshadrai, Huschek Gerd. Protein-rich vegetal sources and trends in human nutrition // *Current Topics in Peptide & Protein Research*. – 2016. – Vol. 17. – P. 1–19.
9. Diversity of microorganisms associated to *Ananas* spp. from natural environment, cultivated and *ex situ* conservation areas / C.R. Santos Souza, A.C. de Oliveira Barbosa, C. Fortes Ferreira [et al.] // *Scientia Horticulturae*. – 2019. – Vol. 243. – P. 544–551. – <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2018.09.015>.
10. Fungal entomopathogens: new insights on their ecology / F.E. Vega, M.S. Goettel, M. Blackwell [et al.] // *Fungal Ecol*. – 2009. – Vol. 2. – P. 149–159.
11. Jaber L.R., Ownley B.H. Can we use entomopathogenic fungi as endophytes for dual biological control of insect pests and plant pathogens? // *Biological Control*. – 2018. – Vol. 116. – P. 36–45.
12. Barra-Bucarei L., France A., Millas P. Crossing Frontiers: Endophytic Entomopathogenic Fungi for Biological Control of Plant Diseases // *Endophytes for a Growing World*. – 2019. – March. – P. 67. – DOI: 10.2499/9780896292970.
13. Evelin H., Kapoor R., Giri B. Arbuscular mycorrhizal fungi in alleviation of salt stress: a review // *Ann. Bot*. – 2009. – Vol. 104. – P. 1263–1280. – DOI: 10.1093/aob/mep251.
14. Hu S., Bidochka M.J. Root colonization by endophytic insect-pathogenic fungi // *J Appl Microbio*. – 2021. – Vol. 130 (2). – P. 570–581.
15. Busby P.E., Ridout M., Newcombe G. Fungal endophytes: modifiers of plant disease // *Plant Mol Biol*. – 2016. – Vol. 90. – P. 645–655. – doi.org/10.1007/s11103-015-0412-0.
16. Vega F.E. The use of fungal entomopathogens as endophytes in biological control: a review // *Mycologia*. – 2018. – Vol. 110, N 1. – P. 4–30.

REFERENCES

1. Sing A.K., Bharati R., Pedapati A., An assessment of faba bean (*Vicia faba* L.) current status and future prospect, *African Journal of Agricultural Research*, 2013, Vol. 8 (50), pp. 6634–6641.
2. Zotikov V.I., Sidorenko V.S., Grjadunova N.V., *Zernobobovye i krupjanye kul'tury*, 2018, No. 2 (26), pp. 4–10, DOI: 10.24411/2309-348H-2018-10008. (In Russ.)
3. Malec A., Pestis V., Kisla N., *Zhivotnovodstvo Rossii*, 2019, No. 12, pp. 13–15, DOI: 10.25701/ZZR.2019.46.26.014. (In Russ.)
4. Zavalin A.A., Sokolov O.A., Shmyreva N.Ja., *Jekologija azotfiksacii* (Ecology of nitrogen fixation), Moscow: RAN, 2019, 252 p.
5. Wenlong Zhao, Huixia Zhu, Feng Wei [et al.], Investigating the Involvement of Cytoskeletal Proteins MreB and FtsZ in the Origin of Legume-Rhizobial Symbiosis, *Mol Plant Microbe Interact*, 2021, May, Vol. 34 (5), pp. 547–559, DOI: 10.1094/MPMI-10-20-0299-FI.
6. Voronichev B.A., Kolomejchenko V.V., *Kormoproizvodstvo*, 2003, No. 5, pp. 14–18. (In Russ.)
7. Wulfgang S., Ergebnisse der EU-Sortenversuchemit Ackerbohnen und Futtererbsen, *Raps*, 2001, Vol. 19, No. 1, pp. 44–47.

8. Petrusán János-István, Rawel Harshadrai, Huschek Gerd, Protein-rich vegetal sources and trends in human nutrition, *Current Topics in Peptide & Protein Research*, 2016, Vol. 17, pp. 1–19.
9. Santos Souza C.R., de Oliveira Barbosa A.C., Fortes Ferreira C. [et al.], Diversity of microorganisms associated to Ananas spp. from natural environment, cultivated and ex situ conservation areas, *Scientia Horticulturae*, 2019, Vol. 243, pp. 544–551, <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2018.09.015>.
10. Vega F.E., Goettel M.S., Blackwell M. [et al.], Fungal entomopathogens: new insights on their ecology, *Fungal Ecol.*, 2009, Vol. 2, pp. 149–159.
11. Jaber L.R., Ownley B.H., Can we use entomopathogenic fungi as endophytes for dual biological control of insect pests and plant pathogens? *Biological Control*, 2018, Vol. 116, pp. 36–45.
12. Barra-Bucarei L., France A., Millas R., Crossing Frontiers: Endophytic Entomopathogenic Fungi for Biological Control of Plant Diseases, *Endophytes for a Growing World*, 2019, March, pp. 67, DOI: 10.2499/9780896292970.
13. Evelin H., Kapoor R., Giri B., Arbuscular mycorrhizal fungi in alleviation of salt stress: a review, *Ann. Bot.*, 2009, Vol. 104, pp. 1263–1280, DOI: 10.1093/aob/mep251.
14. Hu S., Bidochka M.J., Root colonization by endophytic insect-pathogenic fungi, *J Appl Microbio*, 2021, Vol. 130 (2), pp. 570–581.
15. Busby P.E., Ridout M., Newcombe G., Fungal endophytes: modifiers of plant disease, *Plant Mol Biol*, 2016, Vol. 90, pp. 645–655, doi.org/10.1007/s11103-015-0412-0.
16. Vega F.E., The use of fungal entomopathogens as endophytes in biological control: a review, *Mycologia*, 2018, Vol. 110, No. 1, pp. 4–30.