

*И.Н. Курченко, А.И. Василевская, Л.В. Артышкова,
Л.Т. Наконечная, Е.М. Юрьева*

*Институт микробиологии и вирусологии им. Д.К.Заболотного НАН Украины,
ул. Академика Заболотного, 154, Киев, Д03680, Украина*

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ИСТОЧНИКОВ УГЛЕРОДА ШТАММАМИ *FUSARIUM ROAE* (PECK) WOLLENW. РАЗНЫХ ТРОФИЧЕСКИХ ГРУПП

*Показано, что сапрофитные (почвенные), эндофитные и фитопатогенные штаммы *F. roae* в условиях культивирования на средах с источниками углерода от моно- до полисахаридов обладали различной способностью к их использованию и накоплению биомассы. Наиболее благоприятными источниками углерода для изученных штаммов были мальтоза, ксилоза, фруктоза, пектин; хуже усваивались лактоза, арабиноза и особенно микрокристаллическая целлюлоза. Впервые установлено, что эндофиты и фитопатогены в равной мере накапливали биомассу, а почвенные штаммы обладали низкой способностью.*

*Ключевые слова: *Fusarium roae*, сапрофиты (почвенные) штаммы, эндофиты, фитопатогены, биомасса, источники углерода.*

**Fusarium roae* (Peck) Wollenw. довольно широко распространен в различных типах почв, на растениях и растительных остатках. Этот вид встречается в почвах Канады, Германии, сухих и влажных пастбищах Британии, песчаных дюнах Франции [15]. В Украине *F. roae* выделяется из окультуренных и неокультуренных почв, в том числе лесных [1, 12].*

*Интерес к *F. roae*, как и ко всем фузариям, объясняется не столько их распространением на различных субстратах, сколько их способностью проявлять патогенные свойства в отношении многих сельскохозяйственных растений. Штаммы этого вида вызывают увядания и гнили разных органов более 150 видов растений. В первую очередь, у злаковых культур они являются причиной повсеместно распространенных фузариозов колоса и зерна, что создает большие экономические проблемы [1, 4, 20]. *F. roae* как при росте на природных субстратах, так и в условиях эксперимента продуцирует ряд микотоксинов трихотеценовой природы, обуславливающих контаминацию зерна и продуктов его переработки и являющихся потенциальными агентами проявления микотоксикозов человека и животных. Наряду с этим, они являются также факторами вирулентности фитопатогенов [11, 17, 21].*

*Имеются сведения о выделении этого гриба в комплексе с другими грибами-эндофитами, которые хотя и развиваются в тканях растений, но не вызывают симптомов их заболевания [1, 5–6, 10, 18]. Так, при изучении эндофитной микобиоты растений порядка *Ericales*, растущих на загрязненных радионуклидами болотах Житомирской и Ровенской обл., с высокой частотой выделяются штаммы *F. roae*. В то же время физиологические особенности грибов-эндофитов изучены недостаточно [16, 18].*

*К сожалению, в доступной литературе отсутствуют сведения, посвященные сравнительному изучению особенностей трофики сапрофитных (почвенных), эндофитных и фитопатогенных штаммов *F. roae*, в частности, их способности в лабораторных условиях использовать различные источники углерода как одного из главных элементов питания. В то же время такие данные дают возможность расширить наши представления относительно физиологических особенностей разных трофических групп штаммов *F. roae*.*

*Цель данной работы – сравнительное изучение способности использовать различные источники углерода штаммами *F. roae* разных трофических групп.*

Материалы и методы. *Объектами исследования были 18 штаммов *F. roae* – по шесть в каждой из трех трофических групп (табл. 1). Почвенные штаммы были выделены, в основном, из лесных почв (Киевская обл.); штаммы-эндофиты – из болотных растений (клюква, камыш) сфагновых болот (Житомирская и Ровенская обл.);*

© И.Н. Курченко, А.И. Василевская, Л.В. Артышкова, Л.Т. Наконечная, Е.М. Юрьева, 2013

и фитопатогены – из эхинацеи, льна и пшеницы (Киевская и Полтавская обл.) в 1997–2007 гг. и поддерживаются в коллекции культур микроскопических грибов отдела физиологии и систематики микромицетов Института микробиологии и вирусологии им. Д.К. Заболотного НАН Украины (ИМВ НАНУ). Грибы выращивали в условиях стационарного культивирования при $25 \pm 2^\circ\text{C}$ на жидкой среде Чапека, содержащей соответствующий источник углерода в количестве, эквивалентном его содержанию в 20 г/л сахарозы. Посевным материалом служила стандартизованная ($1 \cdot 10^6$ конидий/мл) суспензия 10-дневной культуры каждого из штаммов *F. roae*, которую вносили в количестве 10 % к объему среды культивирования.

Таблица 1

Характеристика изученных штаммов *Fusarium roae*

№ штамма	Место и год выделения	№ штамма	Место и год выделения
Почвенные (сапрофиты)			
01469	Лес, орешник, Киевская обл., 1999	50661	Лес, липа, Киевская обл., 1999
00102	Лес, ива, Киевская обл., 1997	00526	Лес, клен, Киевская обл., 1998
01149	Ризосфера овса, Киевская обл., 1999	50660	Лес, липа, Киевская обл., 1998
Эндифиты			
50685	Корень клоков, Житомирская обл., 1999	50691	Лист камыша, Ровенская обл., 2004
50686	Лист сабельника, Ровенская обл., 2004	50692	Корень камыша, Ровенская обл., 2004
50688	Лист клоков, Житомирская обл., 2000	50689	Стебель сабельника, Ровенская обл., 2004
Фитопатогены			
00100	Семена эхинацеи, Киевская обл., 1997	50673	Зерно пшеницы, Киевская обл., 2007
00525	Стебель льна, Киевская обл., 1998	50675	Зерно пшеницы, Киевская обл., 2007
01355	Колос пшеницы, Полтавская обл., 1999	50694	Зерно пшеницы, Киевская обл., 2003

В качестве единственного источника углерода использовали такие углеводы: пентозы (D-ксилоза, D-арабиноза) и гексозы (D-глюкоза, D-фруктоза, L-сорбоза, рамноза); дисахариды (сахароза, мальтоза, лактоза); трехатомные сахароспирты (D-маннит, D-сорбит); полисахариды (микрористаллическая целлюлоза – МКЦ, яблочный пектин и растворимый крахмал).

Критерием использования грибом соответствующего источника углерода было количество биомассы, образуемой на 7–21 сутки роста.

Количество биомассы определяли весовым методом после высушивания до постоянного веса при 70°C , изменение величины рН культуральной среды – на потенциометре рН-150 М (производство Беларусь).

Полученные результаты представлены графически и проанализированы с применением пакета компьютерных программ STATISTICA 6.0 и Microsoft Excel 2000. Наряду с основными статистическими показателями, определяли достоверность разницы значений биомассы, накопленной исследованными штаммами *F. roae* каждой из трофических групп, попарно сравнивая их между собой, с использованием критерия Стьюдента [8].

Результаты и их обсуждение. При изучении способности штаммов *F. roae* использовать различные источники углерода показано, что при использовании в качестве источника углерода **ксилозы** у всех почвенных штаммов наблюдали длительную лаг-фазу (до 7-х суток роста) (рис. 1). Биомассу определяли на 14-е сутки, причем для 5-ти штаммов она находилась в пределах 3,6–5,2 г/л, в то время как у *F. roae* 50660 она находилась на уровне 1,0 г/л. В дальнейшем до 21-х суток культи-

вирования у большинства штаммов отмечали накопление биомассы за исключением *F. roae* 01149. В целом среднее значение биомассы на среде с ксилозой на 14-е сутки культивирования у почвенных штаммов *F. roae* составляло 3,9 г/л.

В отличие от почвенных штаммов, эндофиты и фитопатогены на среде с ксилозой уже на 7-е сутки накапливали биомассу. Максимум ее был отмечен у штаммов-эндофитов *F. roae* 50686 и 50688 – 10,0–11,1 г/л, в то время как у *F. roae* 50689 и 50685 он был в 4 раза меньше, хотя к 14-ти суткам уровень биомассы возрастал и достигал уровня биомассы других эндофитов.

У штаммов-фитопатогенов максимальный уровень биомассы на 7-е сутки отмечали у *F. roae* 50894 и 50675 (8,4–9,5 г/л), в то время как минимум биомассы на 7-е сутки был отмечен для штамма 01355, а для других фитопатогенов – 5,6–6,2 г/л.

На среде с ксилозой средние значения биомассы у штаммов-эндофитов и фитопатогенов *F. roae* на 7-е и 14-е сутки составляли порядка 7,0 г/л, т.е. по этому параметру они фактически не различались между собой. При этом они достоверно отличались от почвенных штаммов, т.к. накапливали почти в 2 раза больше биомассы на 14-е сутки (по нашим данным $t_{0,05} = 4,4$ по сравнению с $t_{0,05} = 2,23$ по таблице Стьюдента; с последним значением сравнивали представленные ниже данные, полученные на других средах).

На среде с арабинозой все изученные штаммы *F. roae* накапливали гораздо меньше биомассы, чем на среде с ксилозой (рис. 1). При этом не только у почвенных штаммов, но и у эндофитов и половины фитопатогенов на 7-е сутки отмечали лаг-фазу.

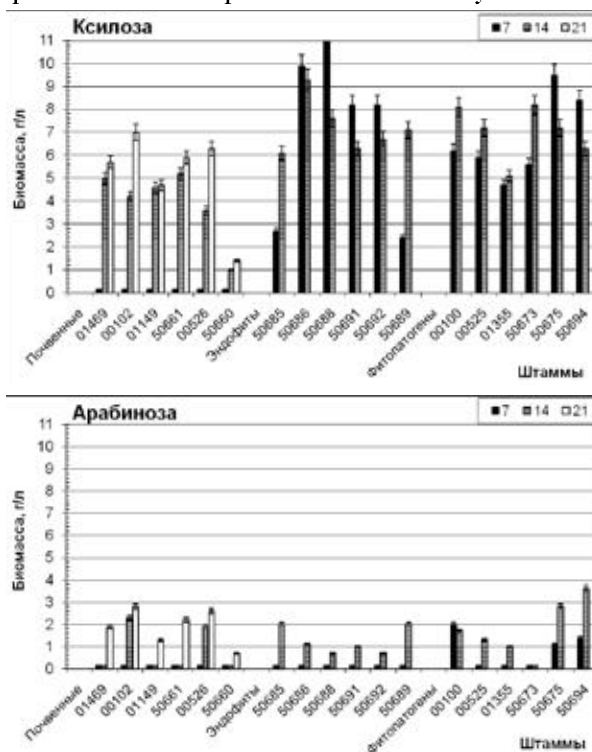


Рис. 1. Накопление биомассы штаммами *F. roae* на средах с пентозами.

У большинства почвенных штаммов лаг-фаза длилась до 14-ти суток. Исключением были *F. roae* 00526 и 00102, которые в этот период накапливали до 2,0 г/л биомассы. На 21-е сутки у *F. roae* 50660, как и на среде с ксилозой, отмечали минимальный ее уровень (0,7 г/л).

На среде с арабинозой у штаммов-эндофитов на 14-е сутки *F. roae* 50685 и 50689 накапливали 2,0 г/л биомассы, а остальные штаммы этой группы – в 2 и более раз меньше.

Половина штаммов-фитопатогенов на этой среде на 7-е сутки накапливала 1,1–2,0 г/л биомассы. Ее количество к 14-м суткам роста, как правило, увеличивалось и только у *F. roae* 50673 в течение 7–14-ти суток культивирования отмечали длительную лаг-фазу.

На среде с арабинозой средние значения биомассы, накопленной штаммами-эндофитами и фитопатогенами на 14-е сутки роста, составляли 1,3 и 1,7 г/л (достоверно не отличались), что в 2 раза превышало таковую почвенных штаммов.

Штаммы *F. roae* в целом активно росли на среде с **фруктозой** (рис. 2). В отличие от предыдущих сахаров, на этой среде у половины почвенных штаммов *F. roae* 01469, 01149 и 50661 на 7-е сутки роста отмечали лаг-фазу, остальные штаммы накапливали биомассу от 4,0 г/л до 6,4 г/л. У всех почвенных штаммов к 14–21-м суткам накопление биомассы возрастало и достигало максимума у *F. roae* 01469 (9,2–8,7 г/л) и минимума – у *F. roae* 50660 (1,0–0,7 г/л).

На этой среде у штаммов-эндофитов на 7-е сутки отмечали колебания в накоплении биомассы от наибольшей у *F. roae* 50686 (7,8 г/л) и до почти в 3 раза меньшей у *F. roae* 50689, причем к 14 суткам эта разница несколько уменьшалась (5,0–7,5 г/л). Среди всех использованных в работе источников углерода при наличии фруктозы *F. roae* 50686 на 14-е сутки накапливал максимум биомассы (11,7 г/л).

У штаммов-фитопатогенов на 7-е сутки у *F. roae* 50673 отмечали 9,7 г/л биомассы и 5,2 г/л у *F. roae* 01355. У штаммов этой группы накопление биомассы на 14-е сутки находилось в пределах 7,0–8,0 г/л.

Средние значения биомассы у эндофитов и фитопатогенов *F. roae* на среде с фруктозой на 7-е роста были 5,4 и 6,8 г/л соответственно, разница между ними недостоверна ($t_{0,05}=1,23$). Эти штаммы на 14-е сутки также не различались между собой и в среднем накапливали 7,4 г/л биомассы, что было почти в 1,5 раза больше, чем у почвенных штаммов (5,2 г/л).

На среде с **глюкозой** изученные штаммы *F. roae* накапливали несколько меньше биомассы, чем на среде с фруктозой (рис. 2). При этом у всех почвенных штаммов до 7-х суток отмечали лаг-фазу, небольшое количество биомассы на 10-е сутки и на 14-е – 2,9–4,4 г/л, за исключением *F. roae* 50660 (0,7 г/л). На 21-е сутки уровень биомассы у почвенных штаммов достигал максимума (5,9 г/л) у *F. roae* 50661.

В отличие от почвенных, штаммы двух других трофических групп, как и на среде с фруктозой, хорошо росли на среде с глюкозой. Так, у эндофитов на 7-е сутки больше биомассы (7,9 г/л) накапливал *F. roae* 50686 и почти в 3–4 раза меньше – *F. roae* 50685 и 50689. На 14-е сутки у *F. roae* 50686 уровень биомассы не изменялся, у половины эндофитов увеличивался от 3,9 до 6,2 г/л, а у остальных – уменьшался.

Штаммы-фитопатогены на этой среде в течение 7–14-ти суток роста равномерно накапливали биомассу порядка 4,9–5,8 г/л за исключением *F. roae* 50675, у которого на 14-е сутки ее было почти в 2 раза меньше.

Средние значения биомассы на среде с глюкозой у эндофитов *F. roae* и фитопатогенов на 7-е сутки роста фактически не различались – 4,8 и 5,7 г/л соответственно ($t_{0,05}=1,0$). Эти значения на 14-е сутки у них одинаковы (5,1 г/л) и достоверно ($t_{0,05}=2,33$) больше, чем у почвенных (3,2 г/л).

При содержании в среде **рамнозы** у тех же почвенных штаммов *F. roae*, что и при наличии фруктозы, на 7-е сутки роста отсутствовала лаг-фаза, и они накапливали 2,6–4,2 г/л биомассы (рис. 2). У остальных штаммов этой группы отмечали лаг-фазу до 7-х суток, а у *F. roae* 50660 на этой среде она продолжалась в течение всего периода культивирования, т.е. рамноза не усваивалась. Количество биомассы у почвенных штаммов на 14–21-е сутки увеличивалось до 6,0–7,4 г/л.

Половина изученных штаммов-эндофитов *F. roae* (50685, 50692 и 50689) на 7-е сутки роста накапливала 4,3–6,1 г/л биомассы, а остальные – в 2 раза меньше. На 14-е сутки уровень биомассы у большинства штаммов этой группы соответствовал в основном 7,0–8,0 г/л.

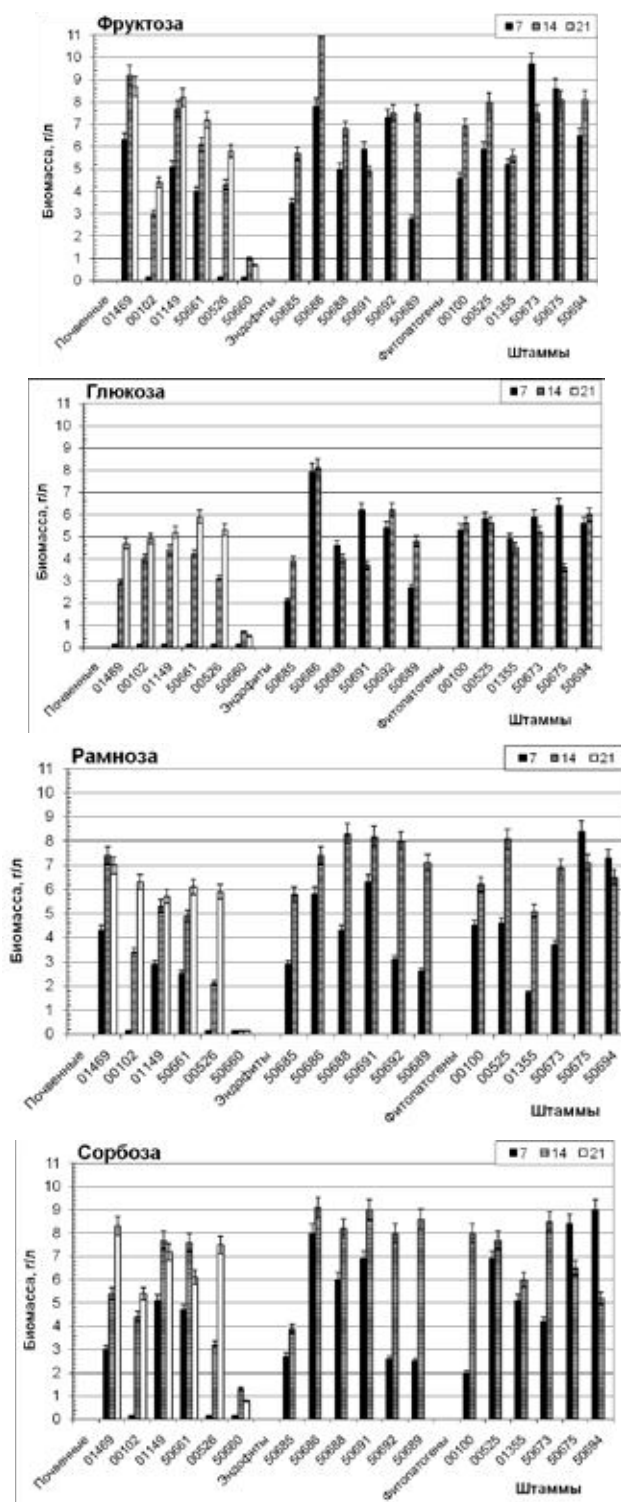


Рис. 2. Накопление биомассы штаммами *F. roae* на средах с гексозами.

У фитопатогенов на среде с рамнозой максимум биомассы 8,4 и 7,0 г/л накапливал *F. roae* 50675 на 7-е и 14-е сутки роста соответственно и минимум – 1,6 и 5,0 г/л *F. roae* 01355. Остальные штаммы на 14-е сутки накапливали 6,2–8,0 г/л биомассы.

Средние значения биомассы на среде с рамнозой на 7-е сутки у штаммов-эндобиттов соответствовали 4,2 г/л и у фитопатогенов *F. roae* 5,0 г/л, т.е. фактически не

различались между собой. На 14-е сутки они также не различались и составляли 7,5 и 6,7 г/л ($t_{0,05} = 1,43$), что было более достоверно ($t_{0,05} = 3,19$) в этот период по сравнению с почвенными штаммами – 3,9 г/л.

На среде с **сорбозой** те же почвенные штаммы, что и на средах с фруктозой и рамнозой, на 7-е сутки роста накапливали 3,0–5,0 г/л биомассы (рис. 2). На 14–21-е сутки уровень биомассы увеличивался в 1,5–2 раза, в основном достигая уровня биомассы штаммов других трофических групп. Минимум биомассы по-прежнему отмечали у *F. roae* 50660.

В среднем на среде с сорбозой почвенные штаммы *F. roae* на 14-е сутки накапливали такое же количество биомассы (4,9 г/л), как и при содержании в среде фруктозы.

У трех штаммов-эндофитов *F. roae* (50686, 50691 и 50688) на среде с сорбозой на 7-е сутки отмечали уровень биомассы 6,0–8,0 г/л, у остальных – в 2–3 раза меньше. У 5-ти штаммов этой группы на 14-е сутки биомасса накапливалась в пределах 8,0–9,1 г/л и у *F. roae* 50685 – в 2 раза меньше.

У фитопатогенов на этой среде на 7-е сутки культивирования более высокий уровень биомассы отмечали у *F. roae* 50694, 50675 и наименьший – у штамма 00100. На всех средах с гексозами *F. roae* 50675 и 50694 на 14-е сутки, как правило, накапливали меньше биомассы, чем на 7-е.

Средние значения биомассы на среде с сорбозой у эндофитов и фитопатогенов *F. roae* на 7-е сутки были 4,8 и 5,9 г/л соответственно ($t_{0,05} = 0,74$), т.е. не различались между собой. На 14-е сутки они также не различались и соответствовали 7,8 и 7,0 г/л, что больше по сравнению с почвенными – 4,9 г/л.

Таким образом, изученные штаммы *F. roae* накапливали биомассу на средах с моносахаридами в порядке убывания: с ксилозой, фруктозой, сорбозой, рамнозой, глюкозой и меньше всего с арабинозой. При этом уровень биомассы почвенных штаммов был достоверно ниже, чем эндофитных и фитопатогенных на средах с ксилозой, рамнозой и глюкозой.

Следует отметить, что на среде с **сахарозой** в течение 7–14-и суток роста у изученных штаммов *F. roae* всех трофических групп накопление биомассы было значительно меньше по сравнению со средами, содержащими гексозы (рис. 3).

У всех почвенных штаммов на среде с сахарозой до 7-х суток отмечали лаг-фазу и далее у большинства из них – увеличение уровня биомассы до 2,0–3,1 г/л. На 14-е сутки роста больше биомассы накапливали *F. roae* 01469, 00102 и меньше штамм 50660. На 21-е сутки у всех почвенных штаммов уровень биомассы несколько уменьшался (за исключением *F. roae* 00526).

При наличии сахарозы эндофитные и фитопатогенные штаммы, в основном, в течение 7–14-и суток культивирования накапливали 3,0–4,0 г/л биомассы. Среди эндофитов наибольшее ее количество на 7-е сутки отмечали у *F. roae* 50686 (5,9 г/л) и наименьшее – у *F. roae* 50685 и 50689 (1,7–1,6 г/л).

У фитопатогенов больше биомассы (5,0 г/л) на 7-е сутки накапливал *F. roae* 50675 и в 2 раза меньше – *F. roae* 01355 и 00100.

Средние значения биомассы на среде с сахарозой у эндофитов и фитопатогенов *F. roae* на 7–14-е сутки соответствовали 3,0–3,9 г/л, т.е. не различались между собой, но на 14-е сутки роста были большими по сравнению с почвенными штаммами – 2,2 г/л ($t_{0,05} = 2,70$).

Мальтоза как источник углерода была наиболее благоприятной для роста и накопления биомассы всеми изученными штаммами *F. roae* (рис. 3). Так, все почвенные штаммы, накапливали на этой среде биомассу в течение всего периода культивирования в отличие от других источников углерода. При этом пять штаммов на 7-е сутки роста накапливали 4,6–6,8 г/л биомассы и в 2–3 раза меньше ее отмечали у *F. roae* 50660 (2,5 г/л). На 14-е сутки уровень биомассы у штаммов возрастал и был максимальным (9,9 г/л) у *F. roae* 01469. На 21-е сутки у большинства почвенных штаммов уровень биомассы снижался. Среднее значение биомассы у почвенных штаммов на среде с мальтозой было 4,8 и 6,7 г/л на 7-е и 14-е сутки соответственно.

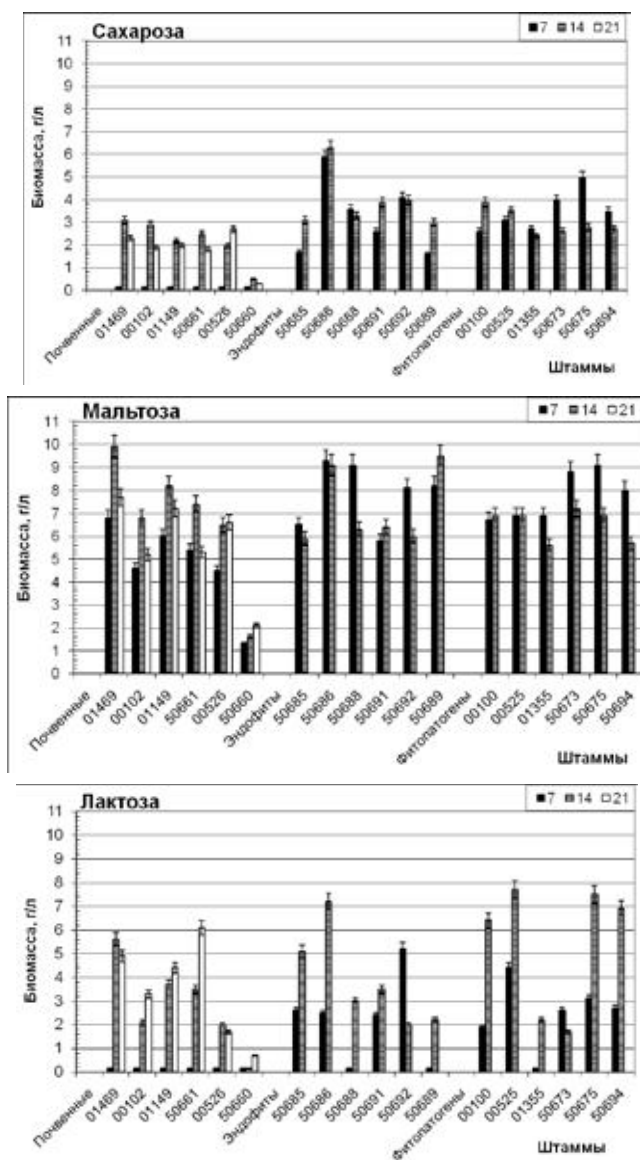


Рис. 3. Накопление биомассы штаммами *F. roae* на средах с дисахаридами.

Среди эндофитных штаммов на этой среде больший уровень биомассы (около 9,0 г/л) отмечали у *F. roae* 50686 и 50688 и среди фитопатогенов – у *F. roae* 50673 и 50675. У большинства эндофитов и фитопатогенов на 14-е сутки роста количество биомассы или не отличалось от такового на 7-е сутки, или уменьшалось, что, по нашему мнению, может свидетельствовать о сравнительно быстром их росте на среде с мальтозой и активном использовании этого субстрата.

Средние значения биомассы у эндофитов и фитопатогенов *F. roae* на среде с мальтозой на 7-е сутки роста соответствовали 7,8 и 7,7 г/л и на 14-е сутки – 7,2 и 6,5 г/л, т.е. они не различались между собой. У этих штаммов значения биомассы на 7-е сутки были достоверно больше ($t_{0,05} = 3,16$), чем у почвенных (4,8 г/л), и не отличались от них (6,7 г/л) на 14-е сутки.

На среде с **лактозой** изученные штаммы *F. roae* трех трофических групп накапливали гораздо меньше биомассы, чем на среде с мальтозой (рис. 3). У почвенных штаммов, как и практически на всех средах, до 7-х суток отмечали лаг-фазу, которая у *F. roae* 50660 длилась до 14-и суток. У пяти остальных почвенных штаммов на 14-е сутки уровень биомассы составлял от 2,0 г/л (*F. roae* 00526) до 5,6 г/л (*F. roae*

01469). Фактически в том же уровне штаммы накапливали биомассу на 21-е сутки роста и минимум ее (0,7 г/л) отмечали у *F. roae* 50660.

На среде с лактозой у эндофитов *F. roae* 50688 и 50689 и фитопатогенного 01355 на 7-е сутки отмечали лаг-фазу, чего не наблюдали на всех средах с указанными выше источниками углерода. В этот период половина эндофитных и фитопатогенных штаммов накапливали практически равное количество биомассы порядка 2,5 г/л и почти в 2 раза больше – эндофитный штамм 50692 и фитопатогенный 00525. У большинства штаммов этих двух групп на 14-е сутки роста уровень биомассы увеличивался в 2-3 раза. Средние значения биомассы на среде с лактозой у фитопатогенов *F. roae* (2,5 и 5,4 г/л на 7-е и 14-е сутки соответственно) были больше по сравнению с эндофитами (1,4 и 3,8 г/л) и на 14-е сутки почти в 2 раза больше, чем у почвенных штаммов (2,8 г/л).

Таким образом, среди дисахаридов наиболее благоприятным источником углерода для накопления биомассы изученными штаммами *F. roae* трех трофических групп была мальтоза. При ее содержании, в целом, штаммы накапливали такие же количества биомассы, как и на среде с ксилозой. При наличии сахарозы и лактозы штаммы накапливали гораздо меньше биомассы, чем на средах с гексозами. Следует отметить, что на средах с мальтозой и сахарозой уровень накопления биомассы почвенными штаммами был достоверно ниже, чем эндофитами и фитопатогенами.

На средах, где источниками углерода были **сахароспирты**, как при наличии **сорбита**, так и **маннита** у почвенных штаммов *F. roae* отмечали лаг-фазу до 7-х суток роста (рис. 4). При дальнейшем культивировании до 14–21-х суток на этих средах штаммы накапливали биомассу, в основном, в одинаковых границах 2,6–5,9 г/л и наименьшее (1,0 г/л) ее количество отмечали у *F. roae* 50660. Средние значения биомассы на 14-е сутки роста у почвенных штаммов *F. roae* на средах с сорбитом и маннитом были 4,2 и 3,6 г/л соответственно, т.е. разница по этому параметру отсутствовала.

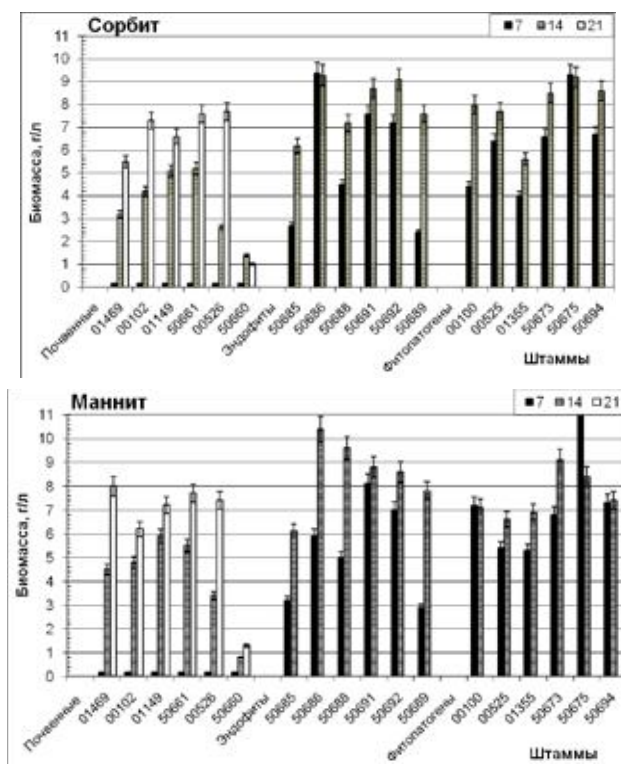


Рис. 4. Накопление биомассы штаммами *F. roae* на средах с сахароспиртами

На среде с **сорбитом** у половины эндофитов на 7-е сутки отмечали 4,5–7,6 г/л биомассы. Среди остальных штаммов больше биомассы накапливал *F. roae* 50686

(9,4 г/л) и в 3 раза меньше – *F. roae* 50685 и 50689. На 14-е сутки ее количество у всех штаммов-эндофитов увеличивалось до 6,2–9,3 г/л.

Половина штаммов-фитопатогенов на среде с сорбитом на 7-е сутки накапливала порядка 6,5 г/л биомассы. В этот период больше биомассы отмечали у *F. roae* 50675 (9,3 г/л) и в 2 раза меньше – у *F. roae* 00100 и 01355. На 14-е сутки фитопатогены накапливали биомассу, в основном, в количестве 7,7–9,2 г/л, при этом меньше других – *F. roae* 01355 (5,6 г/л).

На среде с **маннитом** половина штаммов-эндофитов на 7-е сутки накапливала биомассу фактически в таком же количестве (5,0–7,0 г/л), как и на среде с сорбитом. В этот период больше ее отмечали у *F. roae* 50691 (8,1 г/л) и почти в 3 раза меньше – у тех же штаммов 50685 и 50689, что и на среде с сорбитом. На 14-е сутки при содержании в среде маннита эндофиты накапливали больше биомассы, особенно штамм 50686 (10,4 г/л).

У половины фитопатогенов на среде с маннитом на 7-е сутки накапливалось биомассы порядка 7,0 г/л. У остальных штаммов большее ее количество (11,1 г/л), как и на среде с сорбитом, отмечали у *F. roae* 50675 и в 2 раза меньшее – у 00525 и 01355. На 14-е сутки четыре штамма этой группы образовывали 6,6–7,4 г/л биомассы, больше других – *F. roae* 50673 (9,1 г/л) и 50675 (8,4 г/л).

Средние значения биомассы на среде с сорбитом и маннитом на 7-е сутки роста у эндофитов были 5,6 и 5,4 г/л соответственно и у фитопатогенов 6,2 и 7,2 г/л, т.е. фактически на этих средах не различались. На 14-е сутки средние значения биомассы были практически одинаковыми (8,0 и 8,6 г/л; 7,9 и 7,6 г/л) и в 2,0 раза больше, чем у почвенных штаммов (так, на среде с маннитом при сравнении эндофитных и почвенных штаммов $t_{0,05} = 4,0$).

Таким образом, у исследованных штаммов на средах с сорбитом и маннитом отмечены высокие уровни биомассы, причем ее накопление у почвенных штаммов было достоверно меньше.

На средах с **полисахаридами** штаммы *F. roae* использовали **пектин** и практически равномерно накапливали биомассу в течение всего периода роста (рис. 5). Следует отметить, что только на средах с пектином и мальтозой у всех почвенных штаммов уже на 7-е сутки роста было отмечено возрастание биомассы (рис. 3), причем ее количество у 4-х штаммов достигало 4,0–4,9 г/л, а у штаммов 00102 и 50660 – 6,3 и 7,4 г/л соответственно. У *F. roae* 50660 на средах с другими источниками углерода, как правило, отмечали минимум биомассы. На 14-е сутки ее количество у почвенных штаммов несколько возрастало и затем уменьшалось к 21-м суткам. Средние значения биомассы на среде с пектином у почвенных штаммов *F. roae* соответствовали 5,3 г/л на 7-е и 6,0 г/л – на 14-е сутки роста.

Штаммы-эндофиты при наличии пектина на 7-е сутки накапливали биомассу в пределах 5,3–7,8 г/л, а *F. roae* 50688 – 8,5 г/л. Следует подчеркнуть, что на 14-е сутки культивирования ее уровень у штаммов-эндофитов, в основном, уменьшался или оставался неизменным.

Большинство фитопатогенных штаммов на 7-е сутки накапливали 4,2–6,2 г/л биомассы, несколько больше ее отмечали у *F. roae* 50675 (7,6 г/л). Биомасса на 14-е сутки увеличивалась у штаммов 50673 и 00100, и у остальных штаммов-эндофитов она практически не отличалась от такового на 7-е сутки роста.

В среднем на среде с пектином эндофиты и фитопатогены *F. roae* на 7-е сутки накапливали 6,9 и 5,8 г/л биомассы соответственно ($t_{0,05} = 1,57$) и на 14-е сутки – все изученные штаммы порядка 6,0 г/л ($t_{0,05} = 2,20$), т.е. все штаммы трех трофических групп по этому показателю достоверно не различались между собой.

При наличии в среде **крахмала** штаммы *F. roae* накапливали несколько меньше биомассы, чем на среде с пектином (рис. 5). При этом крахмал был менее пригодным для почвенных штаммов по сравнению со штаммами других трофических групп. Как и на подавляющем большинстве сред с изученными источниками углерода, у почвенных штаммов биомассу возможно было определить только на 14-е сутки роста. В этот период они накапливали 3,3–4,3 г/л биомассы и несколько больше (5,2 г/л) – *F. roae* 50661. У штамма 50660 отмечали длительную (до 14-и суток) лаг-фазу и в дальнейшем на 21-е сутки – минимальное количество биомассы 0,8 г/л.

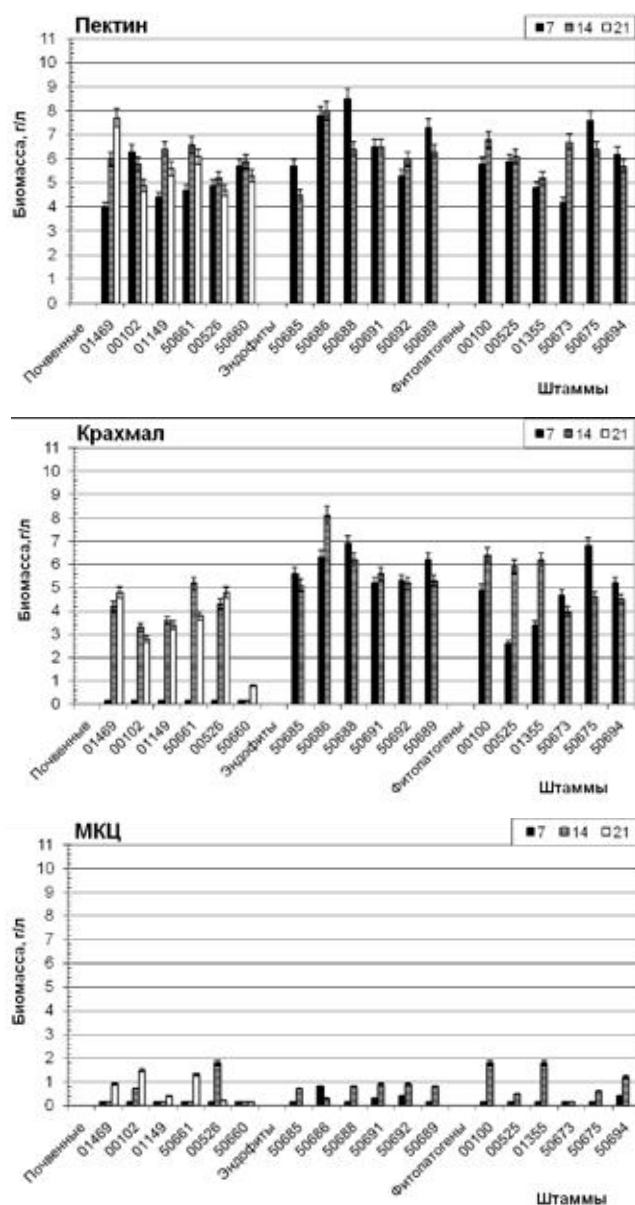


Рис. 5. Накопление биомассы штаммами *F. roae* на средах с полисахаридами.

Штаммы-эндофиты на указанной среде на 7-е сутки роста сравнительно равномерно накапливали биомассу (5,3–6,3 г/л). Несколько большее количество биомассы (6,9 г/л), как и при содержании пектина, отмечали у *F. roae* 50688. На 14-е сутки уровень биомассы у большинства изученных штаммов снижался или не отличался от такового на 7-е сутки, за исключением штамма 50686.

У фитопатогенных штаммов при наличии в среде крахмала на 7-е сутки роста диапазон колебаний уровня биомассы был в более широких границах, чем у эндофитов: от 2,6 г/л у *F. roae* 00525 до 5,2 г/л у *F. roae* 50694. Среди фитопатогенов больше биомассы (6,8 г/л) накапливал *F. roae* 50675. На 14-е сутки у половины штаммов этой группы отмечали увеличение, а у остальных – уменьшение уровня биомассы.

На среде с крахмалом средние значения биомассы у штаммов-эндофитов на 7-е и 14-е сутки роста были одинаковыми (6,0 г/л). На 14-е сутки эти значения у эндофитов фактически не отличались от таковых у фитопатогенов (4,6 и 5,3 г/л соответственно) и были достоверно ($t_{0,05} = 2,99$) больше, чем у почвенных штаммов (3,4 г/л).

По сравнению со всеми использованными в работе источниками углерода, МКЦ была наименее благоприятной для использования и накопления биомассы штаммами *F. roae* всех изученных трофических групп (рис. 5). Так, на 7-е сутки роста лаг-фазу отмечали у всех почвенных штаммов, на 14-е сутки – у половины из них и наиболее длительную – до 21-х суток у *F. roae* 50660. Среди почвенных штаммов на 14-е сутки больше биомассы отмечали у *F. roae* 00526 (1,8 г/л) и на 21-е – у 00102 (1,5 г/л).

У половины эндофитов отмечали лаг-фазу до 7-х суток роста, у остальных – незначительный уровень биомассы. На 14-е сутки эндофитные штаммы накапливали порядка 1,0 г/л биомассы.

У фитопатогенов на 7-е сутки роста также отмечали лаг-фазу и только *F. roae* 50694 накапливал минимальный (0,4 г/л) уровень биомассы. На 14-е сутки штаммы 00100 и 01355 накапливали порядка 2,0 г/л биомассы и штамм 00525 – в 4 раза меньше. У *F. roae* 50673 лаг-фаза длилась до 14-ти суток, и в дальнейшем на 21-е сутки роста этот штамм накапливал биомассу также порядка 2,0 г/л.

Средние значения биомассы у штаммов *F. roae* на среде с МКЦ, в общем, были минимальными. При этом у эндофитов на 7-е сутки они были больше, чем у фитопатогенов (0,25 и 0,07 г/л соответственно). На 14-е сутки роста, наоборот, у фитопатогенов они были несколько больше, чем у эндофитов (0,98 и 0,73 г/л) и в 2,5 раза больше по сравнению с почвенными штаммами (0,4 г/л).

Таким образом, изученные штаммы *F. roae* активно использовали пектин и на среде с крахмалом почвенные штаммы накапливали достоверно меньше биомассы, чем эндофиты и фитопатогены. Среди полисахаридов МКЦ была наименее благоприятным источником углерода.

Параллельно с ростом и накоплением биомассы штаммами *F. roae* изученных трофических групп в процессе культивирования на средах с различными источниками углерода были выявлены изменения величины рН культуральной жидкости по сравнению с исходными (после стерилизации) преимущественно 4,6–4,8, за исключением среды с пектином – рН 3,2–3,5. У разных штаммов *F. roae* значение рН изменялось в зависимости от источника углерода и времени культивирования (табл. 2). Так, почвенный штамм *F. roae* 01469 изменял исходное рН среды, главным образом, до щелочных значений, за исключением среды с арабинозой и крахмалом. У эндофитного *F. roae* 50685 на 7-е сутки значения рН культуральной жидкости были, в основном, нейтральными и на средах с глюкозой и мальтозой – кислым и щелочным соответственно. На 14-е сутки роста характер изменения значений рН культуральной жидкости у штаммов *F. roae* в большинстве случаев повторял таковой на 7-е сутки, но они соответствовали более щелочным значениям. У фитопатогенного *F. roae* 50675 отмечали наиболее разнообразные изменения рН, которые оставались такими и на 14-е сутки. Наиболее низкие значения рН 1,5–1,6 отмечали у этого штамма на 7-е сутки на средах с глюкозой, мальтозой, рамнозой, на 14-е сутки рН 8,1 – с фруктозой, сахарозой, лактозой и на остальных средах – кислые значения.

Таким образом, изменения рН культуральной жидкости при росте изученных штаммов *F. roae* на средах с различными источниками углерода могут быть обусловлены синтезом грибами экзометаболитов кислой и щелочной природы и определяются физиологическими особенностями этих штаммов. Полученные нами данные подтверждают известные в литературе сведения о том, что в условиях роста на средах с различными источниками углерода грибы изменяют исходное значение рН [1, 9].

Изучение физиологических особенностей штаммов *F. roae* имеет важное значение для установления наиболее полной их биологической характеристики. Имеющиеся данные о росте этого вида гриба в экспериментальных условиях и накопления биомассы на средах с различными источниками углерода разрозненны, отсутствует сравнительный анализ различий по этому параметру между штаммами разных трофических групп.

Таблица 2

Изменения рН культуральной жидкости у некоторых штаммов *F. poae* при культивировании на средах с разными источниками углерода

№ п/п	Источник углерода	Штаммы, время культивирования, сутки				
		01469	50685		50675	
		14	7	14	7	14
1.	Ксилоза	7,6	6,6	7,2	6,6	5,0
2.	Арабиноза	6,5	—*	6,9	—	—
3.	Фруктоза	9,0	7,2	7,7	4,3	8,1
4.	Глюкоза	8,3	4,5	7,2	1,6	3,5
5.	Рамноза	9,4	7,4	8,1	1,2	4,1
6.	Сорбоза	9,3	7,0	7,6	7,2	4,9
7.	Сахароза	8,1	6,0	7,2	3,6	8,1
8.	Мальтоза	8,9	8,3	8,9	1,5	4,3
9.	Лактоза	8,0	7,3	7,5	8,2	8,1
10.	Маннит	8,7	7,1	8,0	7,7	6,1
11.	Сорбит	7,9	7,0	8,1	5,4	3,2
12.	Пектин	8,8	7,7	8,6	3,7	3,1
13.	Крахмал	6,1	7,3	7,7	3,1	3,2
14.	МКЦ	8,7	—	6,3	—	—

Примечание: — * рН не определяли (у штаммов была отмечена лаг-фаза)

Следует отметить, что ферментативный аппарат у видов рода *Fusarium* весьма лабилен, и это обуславливает их способность усваивать разнообразные источники углерода, азота и минерального питания [1]. Относительно *F. poae* известно, что при поверхностном культивировании на среде Чапека с 20 г/л глюкозы остротоксического штамма *F. sporotrichiella* Vilai var. *poae* (Pk.) 319 (syn. *F. poae*) одним из лучших источников углерода для накопления биомассы и спорообразования была мальтоза, хорошими – глюкоза, арабиноза, ксилоза, сорбоза, рамноза, спирты (маннит и сорбит) и неподходящими – лактоза и сахароза [2]. Кроме мальтозы, благоприятными источниками углерода для роста *F. poae* также были крахмал и лактоза [15].

У различных видов рода *Fusarium*, в том числе токсического штамма *F. sporotrichiella*, было изучено окисление ряда сахаров (ксилозы, глюкозы, фруктозы, сахарозы и др.) неразрушенными клетками и их митохондриальной и микросомальной фракциями [3]. У некоторых штаммов *F. sporotrichiella* изучали пектолитическую и ксиланазную активность, используя свекловичный пектин и кукурузные кочерыжки, целлюлозолитическую (с фильтровальной бумагой) и образование (по зонам роста) витаминов группы В [1]. У ряда выделенных видов грибов-эндофитов, в том числе *F. poae*, было определено наличие ряда экзоферментов (целлюлазы, амилазы, окислительного цикла и др.) и показано, что интенсивность реакции проявлялась на штаммовом уровне [5, 6, 10]. При этом было показано, что, например, фитопатогены *F. poae* проявляли более высокую целлюлазную активность (по зоне просветления среды и ее интенсивности) по сравнению с почвенными и эндофитными штаммами.

Известны единичные данные о способности *F. poae* использовать различные источники углерода и накапливать биомассу. Приведены только данные по росту *F. sporotrichiella* на среде с лактозой и пектином в условиях глубинного культивирования в течение 3 и 6 суток [1].

В связи с этим, полученные нами результаты считали целесообразным сравнить с известными для некоторых видов других секций рода *Fusarium* [ниже данные цит. по: 1, 13]. Так, *F. solani* в одинаковой мере потреблял спирты и глюкозу и при этом подкислял культуральную жидкость. Для *F. roseum* лучшими источниками углерода были ксилоза, мальтоза, затем сахароза и др. и малопригодными спирты. В отличие от этого, по нашим данным, *F. poae* больше биомассы накапливал на среде со спир-

тами (сорбитом и маннитом), чем на среде с глюкозой, и почти в 2 раза меньше – с сахарозой. У *F. solani f. phaseoli* на среде с ксилозой, фруктозой отмечен слабый рост, а для изученных нами штаммов *F. poae* эти источники благоприятны для накопления биомассы.

Ксилоза обеспечивала интенсивный рост *F. oxysporum* var. *nicotianae*, а арабиноза и лактоза оказались менее пригодными, что соответствует и полученным нами данным для *F. poae*, причем в большей степени накоплению биомассы не способствовала арабиноза. Однако имеются сообщения, что при наличии арабинозы хороший рост (порядка 120-160% по отношению к глюкозе) отмечали у фитопатогенных *F. avenaceum*, *F. gibbosum*, *F. moniliforme*, в отличие от наших данных, полученных у всех изученных штаммов *F. poae*.

По другим данным, среди 165 штаммов разных видов рода *Fusarium* всего 7% плохо росли на среде с лактозой. При изучении *F. oxysporum* var. *udum* было установлено, что фруктоза потреблялась после периода адаптации, который длился в течение 2-х недель, после чего гриб далее рос интенсивно и вес его биомассы соответствовал таковому на среде с глюкозой. По нашим данным, на среде с фруктозой половина почвенных штаммов *F. poae* также накапливали биомассу после периода адаптации в течение 7-и суток. Период адаптации выявлен также у *F. avenaceum* на среде с сорбозой.

Для *F. culmorum*, выделенного из торфа, наилучшими источниками углерода (по отношению к глюкозе) были арабиноза и сахароза [14]. По нашим данным, все штаммы *F. poae* на этих средах образовывали биомассу в 4–6 раз и 1,5–2 раза меньше соответственно и сравнимые уровни на крахмале.

Таким образом, виды рода *Fusarium* в разной степени использовали различные источники углерода. Нами показано, что и разные штаммы одного вида, в данном случае *F. poae*, способны в разной степени накапливать биомассу на средах с изученными источниками углерода. Так, у штаммов-фитопатогенов на среде с сорбозой на 7-е сутки отмечали значительные (в 4,5 раза) колебания значений накопленной биомассы. На среде с лактозой в значительной степени, особенно на 14-е сутки роста, проявлялись штаммовые отличия в накоплении биомассы эндофитами и фитопатогенами. При этом следует отметить, что, в общем, для изученных штаммов *F. poae* трех трофических групп: сапрофитов (почвенных), эндофитов и фитопатогенов наиболее благоприятными источниками углерода были мальтоза, ксилоза, фруктоза, пектин и малоприспособными лактоза, в большей степени арабиноза и особенно микрокристаллическая целлюлоза. Полученные нами результаты свидетельствуют о том, что отсутствует какая-либо связь между способностью штаммов *F. poae* трех трофических групп использовать различные источники углерода и местом их выделения.

Наряду с этим, выявлены штаммы *F. poae*, которые в разные периоды культивирования в одинаковой мере использовали разные источники углерода. Так, почвенный штамм *F. poae* 50660, как правило, на всех средах в течение 14–21-х суток накапливал минимум биомассы при отсутствии ее ощутимого уровня на 7-е сутки (за исключением среды с пектином). Среди эндофитов на большинстве сред (за исключением содержащих мальтозу, пектин и крахмал) минимум биомассы на 7-е сутки отмечали у *F. poae* 50689 и 50685. У фитопатогенов на некоторых средах больше ее образовывали на 7-е сутки штаммы 50675 и 50694 и меньше всего – 01355.

В проведенных исследованиях мы промоделировали в условиях периодического культивирования способность изученных штаммов *F. poae* использовать различные источники углерода. При этом было проанализировано различие штаммов трех трофических групп этого вида (почвенных, эндофитных и фитопатогенных) по уровню биомассы, накопленной на средах с каждым источником углерода. В результате проведенного сравнения нами показано, что почвенные штаммы, как правило, использовали практически все источники углерода после 7-и суточного периода адаптации (выше описаны редкие исключения из этого факта). Ранее сообщалось о существовании у разных видов рода *Fusarium* фазы адаптации при использовании ими неко-

торых источников углерода [1, 13]. По нашим данным, важно то, что среди штаммов трех трофических групп только почвенные *F. poae* отличались периодом адаптации к углеродсодержащим субстратам, и это проявлялось независимо от времени выделения штаммов и хранения их в коллекции.

В отличие от почвенных штаммов, эндофиты и фитопатогены активно использовали различные источники углерода и накапливали биомассу на соответствующих средах. При этом они достоверно не различались между собой по уровню биомассы, но в большинстве случаев достоверно отличались от почвенных штаммов, а именно: на различных источниках углерода накапливали ее, в основном, в 1,5–2 раза больше. Так, при наличии глюкозы эндофитные и фитопатогенные штаммы в 1,6 раза больше накапливали биомассу, чем почвенные. Известно, что глюкоза способствует развитию мицелия гриба и его проникновению в стебель растения-хозяина [1].

Таким образом, способность эндофитных и фитопатогенных штаммов *F. poae* в подавляющем большинстве случаев активно использовать и накапливать достоверно больше биомассы на средах с различными источниками углерода свидетельствует о том, что этот вид в большей мере приурочен к растениям. Косвенно это подтверждают сведения о том, что вид *F. poae* менее представлен в почве, чем другие виды рода *Fusarium* [15]. Отсутствие достоверных различий между штаммами-эндофитами и фитопатогенами *F. poae* по уровню накопленной биомассы, возможно, объясняется тем, что эндофиты, по мнению некоторых авторов, являются латентными фитопатогенами [19].

I.M. Kurchenko, A.I. Vasilevska, L.V. Artysheva, L.T. Nakonechna, O.M. Yuriyeva

Institut mikrobiologii i virusologii im. D.K. Zabolotnoho NAN Ukrainy, Kyiv

ВИКОРИСТАННЯ ДЖЕРЕЛ ВУГЛЕЦЮ ШТАМАМИ *FUSARIUM POAE* (PECK) WOLLENW. РІЗНИХ ТРОФІЧНИХ ГРУП

Резюме

Показано, що сапрофітним (грунтовим), ендоефітним та фітопатогенним штамам *F. poae* в умовах культивування на середовищах з джерелами вуглецю від моно- до полісахаридів притаманна різна здатність до їх використання та накопичення біомаси. Найсприятливішими джерелами вуглецю для досліджених штаблів були мальтоза, ксиліоза, фруктоза, пектин; гірше засвоювались лактоза, арабіноза та особливо мікрокристалічна целюлоза. Вперше встановлено, що ендоефіти та фітопатогени рівною мірою накопичували біомасу, а ґрунтовим штамам була притаманна низька здатність.

Ключові слова: *Fusarium poae*, сапрофіти (ґрунтові) штами, ендоефіти, фітопатогени, біомаса, джерела вуглецю.

I.N. Kurchenko, A.I. Vasilevska, L.V. Artysheva, L.T. Nakonechnaya, E.M. Yuriyeva

Zabolotny Institute of Microbiology and Virology, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv

UTILIZATION OF CARBON SOURCES BY *FUSARIUM POAE* (PECK) WOLLENW. STRAINS FROM DIFFERENT TROPHIC GROUPS

Summary

It was shown that saprophytic (soil), endophytic and plant pathogenic strains of *F. poae* under cultivation conditions in the media containing carbon sources from mono- to polysaccharides had different abilities to use them, and to accumulate biomass. Maltose, xylose, fructose, pectin were the most favorable carbon sources for the studied strains; less assimilated lactose, arabinose, and especially microcrystalline cellulose. It was found that endophytes and plant pathogens accumulated biomass equally, while soil strains had low ability for that.

The paper is presented in Russian.

Key words: *Fusarium poae*, saprophytic (soil) strains, endophytes, plant pathogens, biomass, carbon sources.

The author's address: Kurchenko I.N., Zabolotny Institute of Microbiology and

Virology, National Academy of Sciences of Ukraine; 154 Acad Zabolotny St., Kyiv MSP, D 03680, Ukraine.

1. *Билай В.И.* Фузарии / 2-ое изд. – Киев: Наук. думка. 1977. – 442 с.
2. *Брюхина И. И.* Влияние различных источников углеродного питания на рост и спорообразование *Fusarium sporotrichiella* / Экспериментальная микология. – Киев: Наук. думка. 1968. – С. 124–131.
3. *Варбанец Л.Д.* Изучение ферментативной активности цитоплазматических фракций грибов рода *Fusarium*. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Киев, 1968. – 28 с.
4. *Гагкаева Т.Ю., Гаврилова О.П., Левитин М.М.* Современное состояние таксономии грибов рода *Fusarium* секции *Sporotrichiella* // Микология и фитопатология. – 2008. – **42**, № 3. – С. 201–214.
5. *Курченко И.Н., Соколова Е.В., Орлов А.А., Жданова Н.Н.* Экологическая роль эндофитных грибов в минеральном питании ягодных кустарничков семейства *Vacciniaceae* S.F. Gray и поглощении ими ^{137}Cs // Радиэкология ягодных растений. – Житомир: Волинь, 2004. – С. 190–202.
6. *Курченко И.Н., Соколова Е.В., Орлов А.А., Жданова Н.Н.* Эндофитные микромицеты высших растений и их экологическая роль в круговороте ^{137}Cs в биогеннозах сфагновых болот Украинского Полесья // Прикладная радиэкология леса. – Житомир: Полісся, 2007. – С. 359–412.
7. *Курченко І.М., Соколова О.В., Жданова Н.М., Яринчин А.М., Йовенко О.М.* Целюлазна та ксиланазна активності грибів роду *Fusarium* Lk: Fr., що належать до різних трофічних груп // Мікробіол. журн. – 2008. – **70**, № 5. – С. 27–35.
8. *Лакін І.Ф.* Биометрия / 4-е изд. – М.: Высш. шк., 1990. – 352 с.
9. *Нікольська О.О., Загородонець Л.О., Синявська О.І.* Утворення глюкозооксидази і каталази при рості *Penicillium vitale* Pidotl. et Bilai на середовищах з різним співвідношенням азоту і вуглецю // Мікробіол. журн. – 1972. – **34**, № 6. – С. 723.
10. *Орлов О.О., Жданова Н.М., Курченко І.М., Соколова О.В., Захарченко В.О.* Аналіз екологічної ролі ендоефітних грибів у надходженні K^+ та Cs^+ із сфагнум-субстратів до судинних рослин // Гідрохімія та радіогеохімія річок і боліт Житомирської області. – Житомир: Волинь, 2002. – С. 220–231.
11. *Токарев С.В.* Особенности токсинообразования у гриба *Fusarium poae* (Peck) Wollenweber, распространенного в зернофураже: Автореф. дис. ... канд. вет. наук. – Москва, 2009. – 19 с.
12. *Шеховцев А.Г., Элланская И.А., Диголь Д.* Фузарии в почвах лесных фитоценозов Украины и некоторых регионов России // Микология и фитопатология. – 1998. – **32**, № 5. – С. 79–84.
13. *Элланская И.А.* Рост и морфогенез видов рода *Fusarium* при использовании различных источников углерода: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Киев, 1969. – 23 с.
14. *Dickinson C.H., Boardman F.* Physiological studies of some fungi isolated from peat // Trans. Brit. Mycol. Soc. – 1970. – **55**, N 2. – P. 293–305.
15. *Domsch K. H., Gams W., Anderson T.-H.* Compendium of soil fungi. – Eching: IHW-Verlag, 2007. – 672 p.
16. *Joner E.J., Johansen A.* Phosphatase activity of external hyphae of two arbuscular mycorrhizal fungi // Mycol. Res. – 2000. – **104**, N 1. – P. 81–86.
17. *Liu W., Sundheim L., Langseth W.* Trichothecene production and the relationship to vegetative compatibility groups in *Fusarium poae* // Mycopathologia. – 1998. – **140**, N 2. – P. 105–114.
18. *Schulz B., Sucker J., Aust H.J., Krohn K., Ludewig K., Jones P.G., Döring D.* Biologically active secondary metabolites of endophytic *Pezizula* species // Mycol. Res. – 1995. – **99**, N 8. – P. 1007–1015.
19. *Sinclair J.B.* Latent infection of soybean plants and seeds by fungi // Plant Disease. – 1991. – **75**, N 3. – P. 220–224.
20. *Stenglein S.A.* Offered review *Fusarium poae*: a pathogen that needs more attention // J. Plant Pathol. – 2009. – **91**, N. 1. – P. 25–36.
21. *Sugiura Y., Fukasaku K., Tanaka T., Matsui Y., Ueno Y.* *Fusarium poae* and *Fusarium crookwellense*, fungi responsible for the natural occurrence of nivalenol in Hokkaido // Appl. Environ. Microbiol. – 1993. – **59**, N 10. – P. 3334–3338.

Отримано 10.10.2012