

Д.Д. СІГАРЬОВА, доктор біологічних наук, професор, член-кор. НААН
Інститут захисту рослин НААН

К.А. КАЛАТУР, кандидат сільськогосподарських наук
Інститут біоенергетичних культур і цукрових буряків НААН

КОМПЛЕКСНЕ УРАЖЕННЯ СІЛЬСЬКОГОСПОДАРСЬКИХ КУЛЬТУР ГРИБАМИ І НЕМАТОДАМИ

На основі аналізу літературних джерел вітчизняних та зарубіжних авторів висвітлено роль нематод і грибів у виникненні комплексних захворювань рослин.

нематоди, гриби, хвороби, рослина

В останні роки все більше уваги приділяють вивченню хвороб рослин, виникнення яких спричиняють кілька патогенів. Як відомо, гриби і нематоди є одними із основних компонентів ґрунтової біоти, які завжди населяють агроценоз. Вони беруть участь в мінералізації органічних речовин, в ґрунтоутворюючих процесах, здійснюють фіксацію азоту та інших біологічно активних елементів [8, 10, 19, 44, 55]. Сільськогосподарські культури уражують приблизно 50 000 видів грибів, які викликають 1500 різних хвороб, і більше ніж 3000 видів паразитичних нематод [14, 51]. Кожен з вказаних організмів, незалежно один від одного, може бути причиною того чи іншого захворювання вегетуючої рослини, проте в комплексі ці два патогени можуть виявитися ще більш небезпечними, посилюючи прояв та розвиток хвороби.

Взаємовідносини між нематодами та грибами вельми різноманітні та надзвичайно складні. Нематоди, руйнуючи тканини рослин, за образним висловом К.І. Скрябіна, «відчиняють ворота» для проникнення грибної інфекції. Також вони можуть виступати в ролі переносників грибної інфекції; інокуляторів та перфораторів, які наносять рани рослинам під час живлення, руху та розвитку; змінювати біохімічний склад та фізіологічний стан рослини-господаря в сприятливий для грибних патогенів бік, а також безпосередньо впливати на стійкість рослин до збудників грибних хвороб [26]. У цьому випадку гриби й нематоди є синергістами у виникненні й розвитку захворювання рослини. Дослідженнями також встановлено, що грибні захворювання рослин значно посилювалися у випадку, коли інвазія передувала ін-

фекції [51]. Відомо також багато фактів конкурентних й антагоністичних відносин цих організмів, коли збільшення чисельності одного з них призводило до гноблення іншого. Наприклад, хижі й паразитичні гриби знищують нематод на різних стадіях розвитку; деякі гриби-сапрофіти виділяють токсичні для нематод речовини, а нематоди-мікофаги знижують чисельність фітопатогенних грибів. Крім того, ґрунтові мікогельмінти, знищуючи гриби-мікорізоутворювачі, виступають побічно як патогени [7].

Однак головною проблемою є взаємодія фітогельмінтів і фітопатогенних грибів та їхня роль у патогенезі рослин. В останні роки на різних видах сільськогосподарських рослин встановлені асоціації для 18-ти видів нематод, які відносяться до 8-ми родів тилехід і 3-х родів дорілаймід та 11-ти видів грибів з 9-ти родів класу *Fungi imperfecti* [9].

Одним з перших був описаний вілт бавовнику (вертицильозне або фузаріозне в'янення рослин), викликаний комплексом фітопатогенних грибів (*Verticillium* й *Fusarium*) і нематодами з роду *Meloidogyne*. Подальшими дослідженнями було встановлено більше 70-ти різних комбінацій взаємозв'язків при паразитуванні на рослинах нематод і грибів.

Здатність нематод переносити спори грибів на своїй кутикулі або в кишечнику притаманна як сапрозойним, так і стилетним видам нематод. Так, стеблова нематода *Ditylenchus dipsasi* переносить спори гриба *Phoma solanicola* [17]. Нематода *Anguina tritici* переносить на своєму тілі спори гриба *Dilophospora alopecuri* в точку росту та зачатки квітів пшениці. В даному випадку нематода відіграє роль інокулюючого агента. Сапробіотичних нематод та мікогельмінтів звичайно не вважають паразитами сільськогосподарських культур. Однак вони також можуть переносити бактерії і гриби від рослини до рослини. Експериментально встановлено, що нематода *Panogrolaimus rigidus* є переносником спор гриба *Plasmodiophora brassicae* — збудника кіли капусти. Між нематодою та грибом існують симбіотичні відносини: нематоди сприяють розселенню спор гриба, а розвиток гриба в рослинних тканинах стимулює розмноження нематод [13].

Наявність у ґрунті багаточисельних популяцій нематод і грибів багато дослідників пов'язують із посиленням патологічного процесу, що зумовлено провідною роллю нематод-інокуляторів інфекції. Очевидно, що в цих випадках відносини між нематодами і грибами були симбіотичними, результатом яких є більш ранній прояв хвороби й виникнення комплексних захворювань [7, 24, 26].

Підсилююча дія сумісного зараження нематодами і грибами на розвиток хвороб рослин (синергізм)

Симптоми комплексних захворювань рослин сильніше проявляються за впливу фітогельмінтів специфічного патогенного ефекту

(галові й цистоутворюючі нематоди) і грибів, що є облігатними паразитами. У численних дослідженнях відзначена взаємодія галових нематод на різних культурах з грибами із роду *Fusarium* [16, 18, 20, 26, 33, 34, 37, 46, 52, 54]. Найбільш часто зустрічаються в літературі повідомлення про взаємодію між *F. oxysporum f.sp. vasinfectum* і *Meloidogyne incognita* на посівах бавовнику [6, 25, 26, 35, 46]. Інвазування фітогельмінтами підсилювало ураження рослин фузаріозним вілтом [6]. Зараження бавовнику личинками південної галової нематоди підсилювало шкідливість захворювання, викликаного проникненням грибів *Thielaviopsis basicola* та *Rhizoctonia solani* [30]. Механічне ушкодження гіпокотила не сприяло посиленню ураження грибами. Також встановлена взаємодія між *M. incognita* та грибами *F. oxysporum f.sp. lycopersici* на помідорах і огірках [54], *R. solani* на помідорах [23], *F. oxysporum* на бальзамінах, *Alternaria alternata* [43] та *Fusarium sp.* на тютюні, *F. moniliforme* на кукурудзі [52], *Fusarium sp.* на дині [26] та кавуні, *Pythium ultimum* та *R. solani* на цукрових буряках [53], *Uromyces phaseoli* на квасолі, *F. solani* на перці [38]. При ураженні коріння галовою нематодою і грибами захворювання посилювалося.

Крім цих досліджень, взаємодію між нематодами з роду *Meloidogyne* (*M. javanica*, *M. arabicida*, *M. acrita*, *M. arenaria*, *M. halpa*) і грибними патогенами спостерігали та вивчали на: сочевиці [34], арахісі [21], тютюні [43], бамії, сої [22], льоні, каві, бавовнику [3, 4, 18], горосі [33], помідорах [16] та люцерні [37].

Нематоди з родів *Globodera* та *Heterodera* також відіграють значну роль у виникненні комплексних хвороб рослин. Так, личинки золотистої цистоутворюючої нематоди *Globodera rostochiensis* Woll, які, проникаючи в коріння томатів раніше, ніж фітопаразитичні гриби *R. solani* і *F. oxysporum*, залишають після себе отвори в тканинах рослини для послідуєчого зараження. В той же час механічне пошкодження коріння не викликає аналогічного паталогічного ефекту [25]. На картоплі також спостерігали взаємодію між грибом *Verticillium dahliae* і *G. pallida* [64]. У своїх дослідженнях Маклін і Лоуренс [48] встановили, що на ділянках, які містили як *Heterodera glycines* так і *F. solani*, симптоми прояву хвороби були на 35 і 18% більш частими, ніж на ділянках, де був присутній тільки один гриб [59]. Соева нематода також сприяє ураженню рослин грибами *Phytophthora sojae* [42] та *Macrophomina phaseolina* [66], а *Heterodera zeaе* ураженню кукурудзи грибом *Cephalosporium mayidis* [61].

При захворюванні конюшини відзначений постійний зв'язок грибів *F. oxysporum* й *F. avenaceum* і цистоутворюючої конюшинової нематоди *Heterodera trifolii* [63].

Не менш тісний взаємозв'язок спостерігався між буряковою цистоутворюючою нематодою *Heterodera schachtii* Schmidt і грибами

Fusarium й *Phoma* на цукрових буряках. При внесенні інокулюма гриба *Phoma* некрози спостерігалися на 5% рослин, гриба *Fusarium* — на 25%, при спільному зараженні *Fusarium* + *Phoma* + бурякова нематода — 40% рослин мали виражені симптоми захворювання [11]. Також встановлено, що існує прямий зв'язок між чисельністю бурякової нематоди в ґрунті і процентом ураження цукрових буряків коренеюдом та церкоспорозом [12, 57]. Дослідженнями доведено, що процес інвазії бурякової нематоди *H. schachtii* не тільки сприяє зараженню сходів цукрових буряків грибами *R. solani* [56], *P. ultimum* та *P. aphanidermatum* [70] і *Aphanomyces cochlioides* [69], але і знижує ефективність клітинного захисту проти грибної інфекції [56].

Мігруючі нематоди — ендопаразити коренів, також можуть виступати синергістами в комплексних захворюваннях рослин. Із численних літературних джерел відомо, що пратиленхи можуть взаємодіяти з грибами із родів фузаріум, вертициліум, фітофторою, пітіум, циліндрокарпон й ризоктонією [6, 55]. Спільне зараження цими патогенами призводило до зниження маси й росту рослин, зменшенню довжини коріння, їхньому потемнінню й появи лінійного хлорозу листя [49] та сприяло більш сильному ураженню кореневими гнилями багатьох сільськогосподарських культур [1, 15, 27, 28, 31, 39, 40, 47, 50, 60]. Наприклад, розвиток симптомів вілту у картоплі, зараженого *V. dahliae* і *V. albo-atrum*, проявлявся тільки в присутності пратиленхів [28, 47, 60]. Це не тільки негативно вплинуло на врожай картоплі [28], а і сприяло порушенню фотосинтезу та транспірації [60]. Дослідженнями, проведеними у світі, доведено, що захворювання багатьох сільськогосподарських культур значно підсилювалося, коли зараження грибами з роду *Fusarium* супроводжувалося ураженням нематодами з роду *Pratylenchus* [1, 15, 31, 40]. Також відмічений зв'язок між *P. hexincisus* і грибом *Colletotrichum graminicola* на кукурудзі [50] та *P. thornei* і *Rhizoctonia bataticola* на нуті [27].

Нематоди — ектопаразити коріння родів *Tylenchorhynchus* та *Paratylenchus* також відіграють важливу роль у патологічному процесі, викликаному комплексом збудників. Фітогельмінти *Paratylenchus propeclus* сприяли більш ранньому (на 7 діб) ураженню інвазованих рослин конюшини лучної борошнистою россою (*Erysiphe communis* f. *trifolii*) в порівнянні з неінвазованими паратиленхами рослинами. Кількість рослин гороху, уражених грибами роду *Fusarium* збільшувалась за присутності в ґрунті нематод *Tylenchorhynchus dubius* та *Helicotylenchus dihystera* [2].

Дослідження, проведені *in vitro* та в горщечній культурі, підтвердили синергічні взаємовідносини для паразитарних комплексів: *Ditylenchus dipsaci* — *Botrytis cinerea* на цибулі, *D. dipsaci* — *V. albo-atrum* на люцерні, *Ditylenchus destructor* — *F. solani* на картоплі, *Longidorus elongatus* —

V. albo-atrum на суниці, *Rotylenchulus reniformis* — *F. oxysporum* на горосі та бавовнику, *R. reniformis* — *M. phaseolina* на дині, *Belonalaimus longicaudatus* — *F. oxysporum* на сої та *Hirschmanniella oryzae* — *R. solani* на рисі [5, 29, 67, 68].

Фізіологічні зміни в рослині та порушення механізмів стійкості

Гіпотеза про те, що викликані нематодами рани полегшують процес інвазії деяких грибних патогенів, здається найбільш вдалим поясненням причини синергічної взаємодії, хоча є порівняно мало повідомлень, які показують цей механізм. Проте проведення гістологічних дослідження є ключем до розкриття асоціації між грибними патогенами й ранами, які наносять паразитичні нематоди рослинам [24]. Це відображено в роботі Поліхронопулос і ін. [56], де було встановлено, що через 36 годин після інокуляції сходів цукрового буряка як нематою *H. schachtii* так і грибом *R. solani* можна було бачити, як гіфи гриба активно росли крізь епідерміс і кору. Більш детальний аналіз показав, що гіфова колонізація часто проходила трактами, прокладеними личинками нематод. Також було помічено, що на поверхні епідермісу патоген утворює меншу кількість склероціїв в присутності нематод, ніж коли він один. Автори припустили, що цьому процесу могли б якимось чином заважати нематоди. Проте місця інвазії нематод можуть служити для *R. solani* вхідними воротами для проникнення й розвитку і, таким чином, знижували б потребу у розвитку більш складних інфекційних структур, таких як склероції. Також відомо, що *R. solani* використовує природні отвори на зовнішніх поверхнях рослин, такі як прорихи [32] і пори на бульбах картоплі для проникнення в нижче лежачу тканину.

Крім ран, що залишаються після інвазії паразитичних нематод, нематоди викликають і інші форми механічного ушкодження на коріннях рослин, які відкривають шлях для ґрунтових грибів. Так, відомо, що для розмноження жіночі особини цистоутворюючих і галових нематод повинні розірвати кору кореня, щоб червоподібні чоловічі особини могли запліднити їх. Цей процес призводить до утворення багатьох щілин і тріщин. Ряд авторів припустили, що ці отвори також могли б бути використані патогенами, щоб легше досягти тканини, яка залягає нижче в корені [24, 26].

Існує припущення, що зараження певних частин рослин нематодами покращує живильний субстрат для грибів, проте ця взаємодія ще залишається остаточно не доведеною. Так, місця харчування прикріплених ендopазитичних нематод (гігантські клітини або синцитії) є зонами високої метаболічної активності, що мають велику кількість апаратів Гольджі й мітохондрій, а цитоплазма густа й містить бага-

то рибосом. Тому не викликає подиву те, що ці багаті харчуванням клітини можуть бути привабливими для грибно́ї колонізації [21, 48].

Гістологічні дослідження сходів цукрового буряка, заражених *H. schachtii*, показали, що синцитії були більш сприятливим субстратом для *R. solani*, ніж здорові клітини та є «кормовою базою» для колонізації інших тканин грибом. За спостереженнями авторів, гіфи ризоктонії поширювалися із гігантських клітин у кортикосудинну тканину, яка не була заражена нематодами [56]. Аналогічні результати отримані і при гістологічних дослідженнях коріння томатів: міцелій фузаріуму займав утворені нематою *G. rostochiensis* гігантські клітини й навколишні тканини після того, як самки проривали епідерміс кореня. Згідно Тейлору [65], уражені нематодами клітини містять більш високі рівні загальних білків, амінокислот, ліпідів, ДНК і цукрів, які сприятливі для багатьох грибів.

Виділення кореневих ексудатів рослин вважається важливим фактором приваблення ґрунтових грибів і паразитичних нематод. Існує ряд способів, якими паразитичні нематоди можуть впливати на виділення кореневих ексудатів і в такий спосіб змінювати наступну реакцію ґрунтових патогенів. По-перше, ушкодження, нанесене корінням рослин під час інвазії паразитичних нематод, могло інтенсифікувати процес виділення кореневих ексудатів, які притягують гриби. По-друге, було показано, що деякі сорти картоплі утворюють більшу кількість бічних коренів у відповідь на інвазію картопляної нематою [36]. Таке збільшення площі кореневої поверхні також сприяє збільшенню обсягу кореневих ексудатів. І, нарешті, зараження паразитичними нематодами може впливати на хімічний склад виділених кореневих ексудатів, роблячи їх більш бажаними для грибних патогенів [26].

У світі були проведені численні дослідження зв'язку нематод і грибів, що змінюють процеси обміну речовин рослини-господаря й тим самим порушують механізм стійкості. Причиною порушення стійкості культур до грибних хвороб на думку деяких дослідників, є зміни біохімічного складу рослини, які відбуваються при зараженні їх паразитичними нематодами.

Наприклад, підвищення сприйнятливості томатів до фузаріозу при зараженні галовою нематою *M. incognita*, супроводжується збільшенням в коріннях вмісту вуглеводів, вільних амінокислот і зниженням кількості електролітів [45, 62]. Іншими дослідженнями доведено, що в корінні томатів, заражених південною галовою нематою, збільшувався вміст кальцію, магнію, натрію, калію, міді й азотистих з'єднань, що корелювало з посиленням ростом гриба *R. solani*, який внаслідок зміни метаболізму рослини потрапляв в сприятливі умови для свого розвитку.

Існують також конкурентні відносини між фітонематодами й іншими мікроорганізмами, які виникають у тих випадках, коли обоє

патогенів живуть на одній рослині, локалізуються в одних органах, або харчуються на одній рослинній тканині.

Питання про те, чи впливає зараження рослин грибами на розвиток нематод, ще до кінця не з'ясовано. Імовірно, руйнування гігантських клітин негативно позначається на харчуванні й розмноженні нематод. Наприклад, при спільному паразитуванні в коріннях томатів нематоди *G. rostochiensis* і грибів *C. coccodes* й *R. solani* останні сповільнювали розвиток гігантських клітин, що перешкоджало харчуванню самок фітогельмінтів, знижувало вихід личинок із цист, хоча гриби не заважали проникненню личинок у корінь [58]. Гриб *F. oxysporum* інгібував розвиток у рослинах бурякової цистоутворюючої нематоди *H. schachtii* і викликав зменшення її чисельності. Ці конкурентні відносини робили зайвим додаткову обробку ґрунту фунгіцидами, тому що *H. schachtii* є первинним паразитом буряків [41]. Дитилених стримували прояв судинного вілту, викликуваного грибами роду *Fusarium*, що пояснюється знищенням нематодами збудника фузаріоза [17].

Антагонізм між фітопатогенними грибами й фітогельмінтами відмічений на пшениці, кукурудзі, цукрових буряках, картоплі, бавовнику, винограді, томатах, сої, люцерні, суріпці олійній [6, 7, 17, 26, 51, 55].

Розглянуті вище взаємовідносини нематод з грибами при спільному зараженні рослин лише в незначній мірі відображають всі можливі асоціації цих різних організмів. Взаємодія нематод і грибів залежить не тільки від них самих, але і від рослини-господаря, яка є також і індикатором проявлення того або іншого типу зв'язку партнерів. На одних рослинах між нематодами і грибами спостерігається позитивна кореляція (взаємно посилюють хворобу), на інших — негативна (антагонізм). В ході захворювання нерідко спостерігається зміна взаємовідносин між партнерами: синергізм може переходити в антогонізм, і навпаки. Тому для розробки заходів захисту рослин від фітогельмінтів та грибів — збудників комплексних хвороб, необхідно визначити роль кожного з них в патологічному процесі, вивчити їх екологію і біологію, взаємовплив між собою та на рослину-господаря, а також залежність розвитку хвороби від факторів навколишнього середовища. Успішне вирішення цих складних комплексних проблем залежить від співробітництва вчених і практиків багатьох спеціальностей: мікологів, фітопатологів, фітогельмінтологів, екологів, селекціонерів й ін.

БІБЛІОГРАФІЧНИЙ СПИСОК

1. Аль-Асас Халед. Роль нематод в возникновении корневых гнилей озимой пшеницы в условиях северной части Лесостепи Украины: автореф. дис. на соискание науч. степени канд. биол. наук: спец. 06.01.11 «Фитопатология» / Халед Аль-Асас. — К., 1991. — 24 с.
2. Гончаренко Н.А. Роль нематод в етіології фузаріозної кореневої

гнилі гороху та біологічне обґрунтування заходів по обмеженню їх чисельності і розвитку хвороби в Правобережному Лісостепу України: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук: спец. 06.01.11 «Фітопатологія» / Н.А. Гончаренко. — К., 1998. — 18 с.

3. *Караев К.К.* Изучение взаимоотношений фитонематод с возбудителями фузариозного вилта хлопчатника / К.К. Караев, О.М. Мавлянов, С.Н. Нигманова // Тр. Среднеаз. НИИ защиты растений. — 1980. — № 14. — С. 67—70.

4. *Кирьянова Е.С.* Роль галловых нематод в комплексных заболеваниях растений / Е.С. Кирьянова, Е.И. Киньшакова, Н.И. Семиколенова, Л.М. Шагалина // Нематодные болезни с.-х. культур. — М.: Колос, 1967. — С. 57—61.

5. *Котюк Л.А.* Стеблова нематода і фузариозна гниль / Л.А. Котюк, Д.Д. Сігарьова // Захист рослин. — 2002. — № 2. — С. 15.

6. *Кулинич О.А.* Роль нематод в проявлении фузариоза растений / О.А. Кулинич // Таксономия и биология фитогельминтов. — М., 1984. — С. 115—125.

7. *Курт Л.А.* Взаимоотношения между грибами и фитогельминтами / Л.А. Курт, А.А. Шестеперов // Сельское хозяйство за рубежом. — 1983. — № 7. — С. 27—32.

8. *Паразитоценозы и ассоциативные болезни: сборник* / ред. Л.П. Дьяконов и др. — Москва : Колос, 1984. — 303 с.

9. *Романенко Н.Д.* К вопросу изучения ассоциаций нематод и грибов в различных фитоценозах России / Н.Д. Романенко, Б.В. Буров // Динамика биологического разнообразия животного мира: Сб. докл. совещ. — М., 1997. — С. 149—156.

10. *Рудзевичене З.Ч.* Нематоды и микромицеты под сельскохозяйственными культурами / З.Ч. Рудзевичене, А.Ю. Лугаускас // Первая конф. (IX совещание) по нематодам растений, насекомых, почвы и вод: тез. докл. и сообщений. Ташкент, 16—18 сентября 1981 г. — Ташкент, 1981. — С. 71—73.

11. *Сагитов А.О.* Взаимосвязь свекловичной нематоды с грибами *Fusarium* и *Phoma* / А.О. Сагитов // Первая конф. (IX совещание) по нематодам растений, насекомых, почвы и вод: тез. докл. и сообщений. Ташкент, 16—18 сентября 1981 г. — Ташкент, 1981. — С. 219—220.

12. *Сігарьова Д.Д.* Вплив бурякової нематоди (*Heterodera schachtii* Schmidt) на розвиток хвороб цукрових буряків / Д.Д. Сігарьова, К.А. Калатур, В.М. Григор'єв // Захист і карантин рослин. — К., 2007. — вип. 53. — С. 174—180.

13. *Соловьева Г.И.* Роль сапробиотической нематоды *Panagrolaimus rigidus* при заболевании столовой капусты киллой / Г.И. Соловьева // Проблемы онкологии и тератологии растений. — Л., 1975. — С. 424—426.

14. *Стратегия* борьбы с вредителями, болезнями растений и сорняками в будущем. — М.: Наука, 1977. — 344 с.
15. *Терентьева Т.Г.* К вопросу о роли нематод в развитии корневой гнили озимой пшеницы / Т.Г. Терентьева, Л.А. Гуськова, М.А. Элбакян // Тезисы VIII Всесоюз. совещ. по нематодным болезням с.-х. культур. — Кишинев: Штиинца, 1976. — С. 36—37.
16. *Трескова В.С.* Комплекс мелойдогиноз-фузариоз на томатах и опыт борьбы с ним / В.С. Трескова, Д.М. Садыхов // Нематодные болезни с.-х. культур и меры борьбы с ними: тез. совещ. — М.: ВАСХНИЛ, 1972. — С. 142—143.
17. *Турлыгина Е.С.* Взаимоотношение нематод рода *Ditylenchus* с почвенными организмами / Е.С. Турлыгина // Нематоды растений и почвы рода *Дитиленхус*. — М., 1982. — С. 140—146.
18. *Шагалина Л.М.* Распространение галловых нематод в Мургабском и Тадженском оазисах Туркмении и их взаимосвязь с фузариозным вилтом хлопчатника / Л.М. Шагалина // Нематодные болезни с.-х. культур и меры борьбы с ними: тез. совещ. — М.: ВАСХНИЛ, 1972. — С. 139—140.
19. *Уиттекер Р.* Сообщества и экосистемы / Р. Уиттекер. — М.: Прогресс, 1980. — 327 с.
20. *Abd-El-Alim F.F.* Interactions of *Fusarium oxysporum* f.sp. *vasinfectum* and *Meloidogyne incognita* on selected cotton genotypes / F.F. Abd-El-Alim, K.R. Barker, I.K. Ibrahim, A.K. Darwish, S.H. Michael // *Pakistan Journal of Nematology*. — 1999. — Vol. 17. — P. 51—60.
21. *Abdel-Momen S.M.* *Meloidogyne javanica*—*Rhizoctonia solani* disease complex of peanut / S.M. Abdel-Momen, J.L. Starr // *Fundamentals of Applied Nematology*. — 1998. — № 21. — P. 611—666.
22. *Agu C.M.* Soybean susceptibility to *Meloidogyne javanica* and *Rhizoctonia solani* in selected ultisols of South Eastern Nigeria / C.M. Agu // *J. Sustainable Agr.* — 2002. — Vol. 20, № 3. — P. 101—110.
23. *Arya R.* Influence of certain rhizosphere fungi together with *Rhizoctonia solani* and *Meloidogyne incognita* on germination of 'Pusa Ruby' tomato seeds / R. Arya, S.K. Saxena // *Indian Phytopathology*. — 1999. — Vol. 52. — P. 121—126.
24. *Back M.A.* Disease complexes involving plant parasitic nematodes and soilborne pathogens / M.A. Back, P.P.J. Haydock, P. Jenkinson // *Plant Pathol.* — 2002. — № 6. — P. 683—697.
25. *Back M.A.* The interaction between potato cyst nematodes and *Rhizoctonia solani* diseases in potatoes / M.A. Back, P. Jenkinson, P.P.J. Haydock // In: *Proceedings of the Brighton Crop Protection Conference, Pests and Diseases*. Farnham, UK: British Crop Protection Council. — 2000. — P. 503—506.
26. *Bergeson G.B.* Concepts of nematode-fungus associations in plant

disease complexes / G.B. Bergeson // Experimental Pathology. — 1972. — Vol. 32. — P. 301—314.

27. *Bhatt J.* Histopathological studies on cohabitation of *Pratylenchus thornei* and *Rhizoctonia bataticola* on chickpea (*Cicer arietinum* L.) / J. Bhatt, I. Vadhera // Advances in Plant Sciences. — 1997. — Vol. 10. — P. 33—38.

28. *Botseas D.D.* Development of potato early dying in response to infection by two pathotypes of *Verticillium dahliae* and coinfection by *Pratylenchus penetrans* / D.D. Botseas, R.C. Rowe // Phytopathology. — 1994. — Vol. 84. — P. 275—282.

29. *Carter W.W.* Interaction of *Rotylenchulus reniformis* and *Macrophomina phaseolina* in charcoal rot of cantaloupe / W.W. Carter // J. Nematol. — 1980. — Vol. 12, № 4. — P. 217.

30. *Carter W.W.* The effect of *Meloidogyne incognita* and tissue wounding on severity of seedling disease of cotton caused by *Rhizoctonia solani* / W.W. Carter // J. Nematol.—1981. — Vol. 13, № 3. — P. 374—376.

31. *Castillo P.* Interactions of *Pratylenchus thornei* and *Fusarium oxysporum* f.sp. *ciceri* on chickpea / P. Castillo, M.P. Mora-Rodriguez, J.A. Navas-Cortes, R.M. Jimenez-Diaz // Phytopathology. — 1998. — Vol. 88. — P. 828—836.

32. *Chand T.* Modes of penetration of *Rhizoctonia solani* in potato sprouts / T. Chand, C. Logan, T.W. Fraser // Annals of Biology. — 1985. — Vol. 1. — P. 1—6.

33. *Davis R.A.* Effects of *Meloidogyne* spp. and *Tylenchorhynchus claytoni* on pea wilt incited by *Fusarium oxysporum* f. *pisii* race 1 / R.A. Davis, W.R. Jenkins // Phytopathology. — 1963. — Vol. 53. — P. 745.

34. *De R.K.* Effect of interaction between *Fusarium oxysporum* f.sp. *lentis* and *Meloidogyne javanica* on lentil / R.K. De, S.S. Ali, R.P. Dwivedi // Indian Journal of Pulses Research. — 2001. — № 14. — P. 71—73.

35. *De Vay J.E.* Inoculum densities of *Fusarium oxysporum* f.sp. *vasinfectum* and *Meloidogyne incognita* in relation to the development of *Fusarium* wilt and the phenology of cotton plants (*Gossypium hirsutum*) / J.E. De Vay, A.P. Gutierrez, G.S. Pullman, R.J. Wakeman, R.H. Garber, D.P. Jeffers, S.N. Smith, P.B. Goodell, P.A. Roberts // Phytopathology. — 1997. — Vol. 87. — P. 341—346.

36. *Evans K.* A review of the distribution and biology of the potato cyst nematodes *Globodera rostochiensis* and *G. pallida* / K. Evans, A.R. Stone // PANS 23. — 1977. — P. 178—189.

37. *Griffin G.D.* The importance of nematode resistance on the interaction of *Meloidogyne hapla* and *Fusarium oxysporum* on alfalfa / G.D. Griffin // Phytopathology. — 1986. — Vol. 76. — P. 843.

38. *Imam Zaidi S.* Bagar Studies on the interaction between *Meloidogyne incognita* and *Fusarium solani* on chilli / Bagar Imam Zaidi S., A. Tiyagi Sartaj // Indian Phytopathol. — 1989. — Vol. 42, № 1. — P. 48—52.

39. *Johnson D.A.* Development of wilt in mint in response to infection by two pathotypes of *Verticillium dahliae* and co-infection by *Pratylenchus penetrans* / D.A. Johnson, G.S. Santo // *Plant Disease*. — 2001. — Vol. 85. — P. 1189—1192.

40. *Jordan Elizabeth M.* Effect of root-lesion nematodes (*Pratylenchus brachyurus* and *P. zaeae*) and *Fusarium moniliforme* Sheldon alone or in combination on maize / M. Jordan Elizabeth, G.C. Loots, W.J. Jooste, D. De Waele // *Nematologica*. — 1987. — Vol. 33, № 2. — P. 213—219.

41. *Jorgenson E.C.* Antagonistic interaction of *Heterodera schachtii* Schmidt and *Fusarium oxysporum* (Woll.) on sugar beet / E. C. Jorgenson // *J. Nematol.* — 1970. — Vol. 2, № 4. — P. 393—398.

42. *Kaitany R.* Association of *Phytophthora sojae* with *Heterodera glycines* and nutrient stressed soybeans / R. Kaitany, H. Melakeberhan, G.W. Bird, G. Safir // *Nematropica*. — 2000. — Vol. 30. — P. 193—199.

43. *Karunakaramurthy K.* Interaction of brown spot disease and root-knot nematodes in FCV tobacco / K. Karunakaramurthy, S. Ramakrishnan, M.M. Shenoj // *Tobacco Res.* — 2001. — Vol. 27, № 2. — P. 116—120.

44. *Kerry B.* Nematophagous fungi and the regulation of nematode populations in soil / B. Kerry // *Helminthol. Abstr., Ser. B*. — 1984. — Vol. 63, № 1. — P. 1—14.

45. *Kleineke-Borchers A.* Auswirkung der Interaction zwischen *Meloidogyne incognita* und *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici* auf den Phytohormonaushalt in Tomatenpflanzen / A. Kleineke-Borchers // *Z. Pflanzenkrankh. und Pflanzenschutz*. — 1982. — Bd. 89, № 3. — S. 132—143.

46. *Mai W.F.* Interactions among root-knot nematodes and *Fusarium* wilt fungi on host plants / W.F. Mai, G.S. Abawi // *Annual Review of Phytopathology*. — 1987. — Vol. 25. — P. 317—338.

47. *Martin M.* *Verticillium dahliae* and *Pratylenchus penetrans* interactions in early dying complex of potato in Ohio / M. Martin, R. Riedel, R. Rowe // *Phytopathology*. — 1982. — Vol. 72, № 6. — P. 640—644.

48. *McLean K.S.* Interrelationship of *Heterodera glycines* and *Fusarium solani* in sudden-death syndrome of soybean / K.S. McLean, G.W. Lawrence // *Journal of Nematology*. — 1993. — Vol. 25. — P. 434—439.

49. *Muller J.* Wechselbeziehungen zwischen Mikroorganismen und Nematoden / J. Muller // *Bull. SROP/WPRS*. — 1976. — № 3. — S. 51—55.

50. *Nicholson R.L.* Single and combined effects of the lesion nematode and *Colletotrichum graminicola* on growth and antracnose leaf blight of corn / R.L. Nicholson, G.B. Bergeson, F.P. De-Gennaro, D.M. Viveiros // *Phytopathology*. — 1985. — Vol. 75, № 6. — P. 654—661.

51. *Norton D.C.* Ecology of plant-parasitic nematodes / D.C. Norton. — London, 1978. — 268 p.

52. *Palmer L.T.* Interaction of *Fusarium* spp. and certain plant parasitic

nematodes on maize / L.T. Palmer, D.H. MacDonald // *Phytopathology*. — 1974. — Vol. 64, № 1. — P. 14—17.

53. *Pandey S.* Associative effects of *Meloidogyne incognita*, *Pythium ultimum* and *Rhizoctonia solani* on sugar beet seedlings / S. Pandey // *Indian Phytopathol.* — 1984. — Vol. 37, № 3. — P. 462—465.

54. *Pelcz J.* Einfluss von *Meloidogyne incognita* auf die wirtseignung der gurke gegenüber *Fusarium oxysporum* f.sp. *lycopersici* sowie der Tomate gegenüber *Fusarium oxysporum* f.sp. *cucumerinum* / J. Pelcz, K. Skadow, R. Fritzsche // *Nematologica*. — 1983. — Vol. 29, № 4. — P. 443—453.

55. *Pitcher R.* Interactions of nematodes with other pathogens / R. Pitcher // *Plant Nematology*. — London, 1978. — P. 63—77.

56. *Polychronopoulos A.G.* Penetration and Development of *Rhizoctonia solani* in Sugar Beet Seedlings Infected with *Heterodera schachtii* / A.G. Polychronopoulos, B.R. Houston, B.F. Lownsbery // *Phytopathology*. — 1969. — Vol. 59. — P. 482—485.

57. *Price C.* *Heterodera Schachtii* in Relation to Damage from Root Rot of Sugar Beets / C. Price, C.L. Schneider // *J. of the American society of sugar beet technologists*. — 1965. — Vol. 13, № 4 January. — P. 604—606.

58. *Roy A.* Interrelationships between *Heterodera rostochiensis* and soil fungi on tomato / A. Roy // *Nematol. Mediterr.* — 1977. — Vol. 5, № 2. — P. 233—246.

59. *Rupe J.C.* Vertical and temporal distribution of *Fusarium solani* and *Heterodera glycines* in fields with sudden death syndrome of soybean / J.C. Rupe, R.T. Robbins, C.M. Becton, W.A. Sabbe, E.E. Gbur // *Soil Biology and Biochemistry*. — 1999. — Vol. 31. — P. 245—251.

60. *Saeed I.A.M.* Disease progress based on effects of *Verticillium dahliae* and *Pratylenchus penetrans* on gas exchange in Russet Burbank potato / I.A.M. Saeed, A.E. MacGuidwin, D.I. Rouse // *Phytopathology*. — 1997 b. — Vol. 87. — P. 440—445.

61. *Singh S.D.* Effect of nematodes on late wilt of maize / S.D. Singh, Babu Singh Sikadhana // *Indian Phytopathology*. — 1988. — Vol. 41, № 2. — P. 173—176.

62. *Sidhu G.* Influence of population levels of root-knot nematode on *Fusarium* wilt severity of tomato / G. Sidhu, J. Webster // *Phytoprotection*. — 1981. — Vol. 62, № 2. — P. 61—66.

63. *Skipp R.* Invasion of white clover roots by fungi and other soil microorganisms. 4. Survey of root-involving fungi and nematodes in some New Zealand pastures / R. Skipp, M. Christensen // *N. Z. Agr. Res.* — 1983. — Vol. 26, № 1. — P. 151—155.

64. *Storey G.W.* Interactions between *Globodera pallida* juveniles, *Verticillium dahliae* and three potato cultivars, with descriptions of associated histopathologies / G.W. Storey, K. Evans // *Plant Pathology*. — 1987. — Vol. 36. — P. 192—200.

65. *Taylor C.E.* Nematode interactions with other pathogens / C.E. Taylor // *Annals of Applied Biology*. — 1990. — № 116. — P. 405—416.

66. *Todd T.C.* Effect of Heterodera glycines on charcoal rot severity in soybean cyst nematode / T.C. Todd, C.A.C. Pearson, F.W. Schwenk // *Ann. Appl. Nematol.* — 1987. — № 1. — P. 35—40.

67. *Vats R.* Interaction between Rotylenchulus reniformis and Fusarium oxysporum f.sp. pisi on pea (Pisum sativum L.) / R. Vats, M.R. Dalal // *Annals of Biology*. — 1997. — Vol. 13. — P. 239—242.

68. *Vrain T.C.* Effect of Ditylenchus dipsaci and Pratylenchus penetrans on Verticillium wilt of alfalfa / T.C. Vrain // *Journal of Nematology*. — 1987. — Vol. 19. — P. 379—383.

69. *Whitney E.D.* The effects of Heterodera schachtii and Aphanomyces cochlioides on root-rot of sugar beet / E.D. Whitney, D.L. Doney // *J. of American Society of sugar beet Technology*. — 1973. — Vol. 17. — P. 240—245.

70. *Whitney E.D.* Synergistic effect of Pythium ultimum and the additive effect of P. aphanidermatum with Heterodera schachtii on sugar beet / E.D. Whitney // *Phytopathology*. — 1974. — Vol. 64. — P. 380—383.

Сигарева Д.Д., Калатур Е.А. Комплексное поражение сельскохозяйственных культур грибами и нематодами

На основе анализа литературных источников отечественных и зарубежных авторов освещены вопросы роли нематод и грибов в возникновении комплексных заболеваний растений.

Sigareva D.D., Kalatur K.A. Comprehensive defeat of agricultural crops fungi and nematodes

Based on the analysis of the literary sources of domestic and foreign authors the issue of role of nematodes and fungi in the origin of the complex diseases of plants is covered.