

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

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

ВЗАЄМОВІДНОСИНИ МІЖ ХИЖИМИ ГРИБАМИ І НЕМАТОДАМИ ТА ЇХ ВИКОРИСТАННЯ У БІОЛОГІЧНОМУ ЗАХИСТІ РОСЛИН

На основі аналізу літературних джерел вітчизняних та зарубіжних авторів висвітлено історію вивчення грибів-гіфоміцетів, розглянуто будову та механізм дії апаратів-пасток хижих грибів, а також можливість практичного їх використання у біологічному захисті від нематод.

нематоди, хижі гриби, паразити, біологічні препарати

Грунтові біоценози надзвичайно складні. В 1 г ґрунту міститься в середньому 10^9 бактерій, 10^{5-8} актиноміцетів, 10^{5-6} спор грибів і 10^{4-5} найпростіших, не враховуючи нематод, кліщів та інших безхребетних. З кожним роком дослідники багатьох країн і континентів описують все більше нових видів мікро- і макроорганізмів, які мають тісний взаємозв'язок із нематодами і пройшли з ними тривалу сполучену еволюцію [3—6, 11, 13—16, 18]. Взаємодія між фітопаразитичними нематодами та іншими організмами ґрунтової флори і фауни дуже різноманітна. У різних типах ґрунтів зустрічаються гриби-антагоністи нематод. Сюди входять представники різних систематичних груп (від нижчих фікоміцетів до вищих базидіоміцетів, у тому числі і стерильні міцеліальні форми, які не утворюють спор) [3—6, 9, 11, 14, 18, 19].

Нині найбільш добре вивчені систематика, екологія і взаємини хижих грибів з фітонематодами, а також детально описані їх пристосування до уловлювання та знищення нематод. Дослідження у цьому напрямі провадили як за кордоном (США, Англія, Франція, Данія), так і в колишньому СРСР [1-21].

Першим хижим грибом, що визнали за такий, був *Arthrobotrys oligospora* Fres., описаний Фрезеліусом понад 100 років тому назад. У СРСР ловчі кільця на міцелії *A. oligospora* виявив, описав та замалював російський міколог і фітопатолог, академік М.С. Воронін у 1869 р. Пізніше, 1871 р., такі ж кільця і мережі відмічав Н.В. Сорокін. Ці

вчені з великим захопленням спостерігали за розвитком *A. oligospora*, проте для них залишився невідомим той факт, що поряд із здатністю цього гриба існувати в якості сапрофіта на органічних рослинних рештках, він може також живитися фітогельмінтами. І тільки через 40 років, у 1888 р., німецькому вченому В.Ф. Цопфу вдалося довести, що кільця-пастки, які утворюються на міцелії *A. Oligospora*, слугують для уловлювання та знищення живих нематод. Після робіт Вороніна, Сорокіна і Цопфа впродовж понад 20-ти років не проводили досліджень щодо хижих грибів [3, 11].

Однак інтенсивне вивчення цієї своєрідної групи грибів було розпочато лише після появи в 30-х роках минулого століття серії робіт з морфології і систематики хижих грибів американського вченого Ч. Дрекслера. Дослідження провадили в трьох напрямках: мікологи, в основному американський міколог Дрекслер і англійський вчений Даддінгтон, вивчали морфологію, систематику і екологію грибів-гіфоміцетів; фізіологи цікавились механізмом дії апаратів-пасток; і нарешті, гельмінтологи і фітопатологи, експериментуючи з хижими грибами в лабораторних умовах, вивчали їх здатність уловлювати різні види паразитичних нематод і можливість використовувати ці гриби у практичних цілях [3, 4, 5, 6, 11]. Так, безперервно працюючи над виділенням та вивченням хижих грибів, Дрекслер описав понад 100 нових видів грибів-хижаків, які живляться нематодами, амебами чи комахами. 37 описаних видів він відніс до недосконалих грибів, порядку *Hyphomycetales*, родини *Mucedinaceae*, із них 10 видів до роду *Arthrobotrys*, 15 видів — до роду *Dactylella*, 9 видів — до роду *Dactylaria* і по 1 виду — до родів *Trichothecium*, *Tridentaria*, *Tripasporina*. Інші хижі види були ним віднесені до фікоміцетів із конідіальним спороношенням і входять до родини *Zoopagaceae*. Вчений неодноразово повертався до вже описаних ним видів для уточнення, виправлення або доповнення під час опису все нових близьких видів. Крім Дрекслера до систематичної роботи з виділення та морфологічного вивчення хижих грибів приступив 1940 року англійський міколог К.Л. Даддінгтон [3]. У 1955 році він опублікував статтю, де вперше систематизував розрізнені дані щодо систематики, екології, фізіології і можливостей практичного використання хижих грибів. Окрім ретельного вивчення морфології, Даддінгтон також цікавиться екологією хижих грибів і їх біоценотичними відносинами. Впродовж 1946—1950 рр. він відкрив та описав *Arthrobotrys robusta* Dudd., *Trichothecium flagrans* Dudd., *T. cystosporium* Dudd., *Dactylella lobata* Dudd., *Dactylaria gracilis* Dudd., *Nematoctonus tylosporus*. В 1950—1952 рр. М. Піч описав два хижих гриба, які відніс до родів *Dactylaria* (*D. scaphoides* Peach) і *Dactylella* (*D. reticulata* Peach). 1952 року вчений С.М. Діксон описав хижого гриба *Dactylella mammillata*. В статтях Лінфорда, Мопса та інших можна

знайти перелік грибів-хижаків, виділених з ґрунтів Гавайських островів або Північної Африки, що безперечно має неабиякий науковий інтерес. У колишньому СРСР роботи з вивчення гіфоміцетів розпочалися 1946 року в Туркменістані [11]. Особливу увагу приділяли розробці методів вирощування масових культур хижих грибів та вивченню можливостей їх практичного використання [3, 8, 9, 10, 11, 15]. За минулі з тих пір десятиліття було з'ясовано багато питань таксономії, біології та поширення цих грибів.

Як встановили вчені, більшість представників хижих грибів — гіфоміцети (відділ Deuteromycota, порядок Nyphomycetales, родина Moniliaceae; відомо більше 100 видів), однак сюди належать і представники інших таксономічних груп — зігоміцети (порядок зоопогові), гриби роду зоофагус з порядку пероноспорних класу ооміцетів, деякі хітрідіоміцети [5]. Міцелій таких грибів розвивається в ґрунті, на рослинних рештках та інших субстратах, але частину живлення вони одержують з тканин спійманої ними жертви. Живителями хижих гіфоміцетів є типові сапрозойні нематоди, облігатні фітопаразити і нематоди, що уражують людину і тварин [5, 4]. Відомо, що із фітогельмінтів хижими грибами вловлюються нематоди із родів *Acrobeles*, *Acrobeloides*, *Cephalobolus*, *Diplogaster*, *Diploscapter*, *Plectus*, *Phabditis*, *Bunonema*, *Dorylaimus*, *Anguillina*, *Heterodera*, *Aphelenchoides*, *Aphelenchus*; із зоогельмінтів — *Ancylostoma*, *Strongyloides*, *Haemonchus*, *Nematodirus*, *Cooperia*, *Ostertagia*, *Trichostrongylus*, *Strongylus*, *Trichonema* [3, 11].

Часто хижі гриби вловлюють тварин, які значно перевищують їх за розмірами. Так, розміри нематод становлять від 0,1 до 1,0 мм, а товщина гіф грибів не більше 8 мкм. Уловлювання таких великих, рухомих і сильних жертв, як нематоди, стало можливим у результаті придбання грибами в процесі еволюції різних спеціалізованих ловчих пристосувань. Будова апаратів-пасток у хижих гіфоміцетів різноманітна, а за механізмом дії вони можуть бути трьох типів [3, 5, 6, 11].

Найпоширені у хижих гіфоміцетів клейкі пастки. У найпростішому випадку це недиференційовані бічні відростки гіф, що вкриті клейкою речовиною (*Arthrobotrys perpastas*, *Monacrosporium cionopagum*). Інші хижі гіфоміцети утворюють ловчі апарати у вигляді маленьких овальних або кулястих клейких головок, що сидять на коротких двоклітинних гілочках міцелію (*Monacrosporium ellipsosporum*, *A. entomophaga*). Але найпоширеніший тип клейких пасток — клейкі мережі, що складаються з великої кількості кілець. Такі мережі утворюються в результаті рясного розгалуження гіф, гілочки яких загинаються і анастомізують з сусідніми гілочками або батьківською гіфою, утворюючи складну тривимірну мережу з численних кілець. Поверхня гіф мережі вкрита клейкою речовиною невідомої природи [5]. Припускають, що за походженням ця речовина близька до смол і гутте, а її біосинтез тісно

пов'язаний з терпеновим обміном [2]. Такого типу пастки відомі у багатьох видів з роду артротріс, наприклад у артротріса малоспорового, який поширений у всіх районах земної кулі. Мережі часто досягають великих розмірів, і ймовірність потрапляння в них численних і рухомих нематод дуже велика [3, 5, 6, 11].

Доторкнувшись до клейкої мережі, нематода прилипає до неї. Намагаючись звільнитися, вона активно рухається, звивається і все більше прилипає. Незабаром з цієї мережі розвивається гіфа, яка розчиняє кутикулу нематоди і проникає в її тіло [5]. S. Schenck та ін. [20] встановили, що руйнування кутикули нематод і проростання міцелію в лізируваних клітинах відбувається за допомогою протеази, колагенази і кератинази, які виділяють хижі гриби. За даними молекулярного аналізу, протеази хижих грибів належать до групи серинових протеаз, і мають високу гомологію з субтилізованим їх типом. Часто після прориву кутикули в тілі нематоди утворюється так звана інфекційна цибулина або бульбус, з якої розвиваються трофічні гіфи. Поступово вони заповнюють все тіло нематоди, і її тканини втрачають свою структуру. Процес поглинання грибом вмісту тіла нематоди триває трохи більше доби. Після цього залишається тільки кутикула нематоди, заповнена трофічними гіфами гриба. Іноді великі, сильні нематоди розривають ловчі мережі і йдуть з них, несучи на кутикулі прилиплі обривки гіф. Але і в цьому випадку вони швидко гинуть в результаті розвитку з цих уривків кілець гіф, які проникають в їх тіло [3, 5, 11].

К.Л. Даддінгтон [3] у 1956 р. так описував діяльність хижих грибів, що мешкають у ґрунті: «...под микроскопом обнаруживается множество борющихся нематод, изгибающихся и выгибающихся в попытках вырваться из объятий гриба, тогда как вся поверхность агара усеяна трупами на различных стадиях разложения. К счастью, трудно испытывать жалость к нематодам; иначе изучение хищных грибов было бы тяжелым испытанием для любителей животных».

Загибель спійманої нематоди або хоча б припинення її рухів часто відбувається швидше, ніж міцелій гриба проникне в її тіло. Припускають, що хижі гриби утворюють токсини, що містяться в клейкій рідині пасток. У *A. oligospora* вдалося виявити такий токсин, який навіть у фільтраті відрізнявся високою активністю [4]. Також у хижих грибів виявили фермент лецитиназа С, який є токсином спорових бактерій з нематотичною дією.

Поживні речовини, одержані з жертви, гриб може зберігати у формі запасного низькомолекулярного білка — лектину, який у великих кількостях синтезується в цитоплазмі. Передбачається, що цей же білок бере участь у процесі розпізнавання і адгезії жертви, взаємодії з тваринними глікопротеїнами.

Мережами, прилипаючими відростками і головками не вичерпу-

ється все різноманіття пасток клейкого типу, оскільки існує ще одна група хижих грибів, які не утворюють спеціальних структур для вловлювання нематод, а використовують клейкі нитки міцелію. Нематода, доторкнувшись до однієї з таких ниток або гіфи, одразу прилипає. Потім відросток гриба проникає крізь кутикулу нематоди звичайним шляхом і вміст тіла жертви поглинається його гіфами. Типовим представником цієї групи грибів є *Stylopaga hadra*, який належить до родини Zoopagaceae (фікоміцети) [3].

У деяких хижих грибів утворюються пастки у вигляді кілець, позбавлених клейкої речовини і діючих механічно. Зазвичай ці кільця складаються з трьох зігнутих клітин і розташовані на коротких гілочках міцелію. У звичайному випадку такі пастки діють пасивно. Нематода, випадково потрапивши в таку пастку, намагається пройти крізь кільце і застрягає в ньому. Пастки цього типу утворюють *Dactylella leptospora* і *Dactylaria candida* [3, 5, 6, 11].

Найбільш цікавий тип пасток хижих грибів — стискальні кільця. Зовні вони дуже схожі на кільця попереднього типу, проте їх внутрішня поверхня тактіосенситивна, тобто чутлива до дотику. У відповідь на подразнення, клітини кільця протягом 0,1 сек різко збільшуються в об'ємі (приблизно в 3 рази) і набувають кулястої форми, майже повністю закриваючи просвіт кільця. Якщо нематода потрапляє в таку пастку, вона активно захоплюється грибом [5]. Проникнення гриба в тіло нематоди та живлення її тканинами відбуваються як і у випадку з клейкими пастками. Механізм дії стискальних кілець-пасток досі повністю не вивчений. Загибель нематоди може відбуватися в результаті її механічного здавлювання, оскільки діаметр її тіла в місці захоплення грибом зменшується вдвічі [5]. За відомостями Дж. Р. Лоутон, змикання кілець хижих грибів стимулюється ацетилхоліном. На підставі цього автор припускає, що механізм змикання кілець-пасток подібний з механізмом скорочення м'язового волокна.

К.Л. Даддінгтон [3] так описував ефективність механізму дії стискальних кілець: «Нематода, пересікаюча участок густо разросшегося гриба *Dactylella doedycoides*, находится в положении, подобно положению танка, пересекающего минированное поле, о минировании которого он не подозревает... В культурах на агаре побоище может быть огромным: поверхность агара усеяна мертвыми и умирающими нематодами, тогда как недавно захваченные животные, наталкиваясь на трупы уже убитых, мечутся в разные стороны, отчаянно пытаются освободиться. На заднем плане, подобно призракам, валяются остатки нематод, уже поглощенных грибом; тела их прозрачны и пусты, за исключением трофических гиф, поглотивших их содержимое и в настоящее время также опустевших».

Стискальні кільця утворюються у представників родів дактілярія,

монакриспориум і небагатьох грибів роду артроботріс [5]. Так, хижий гриб *D. brachopaga* вловлює *A. avenae* за допомогою стискаючих кілець [6].

Хижі гіфоміцети легко виділяються в чисту культуру і ростуть на поживних середовищах, але за відсутності нематод вони зазвичай не утворюють апаратів-пасток. Якщо в культуру додати нематод, то вже через 24 год гриби утворюють пастки. Стимулювати їх утворення можна також, додаючи до культури стерильну воду, в якій жили нематоди. Таким чином, присутність жертви або продуктів її обміну індукуює у хижака утворення пасток [3, 5, 6].

Незважаючи на велику адаптацію до хижацтва, хижі гриби протягом тривалого часу можуть розвиватися в ґрунті або на рослинних рештках як сапрофіти, живлячись різними органічними сполуками та засвоювати мінеральні сполуки азоту. Встановлено навіть, що кращий розвиток хижих грибів і більш активне уловлювання ними нематод відбувається за присутності в середовищі додаткового енергетичного субстрату (цукрів і інших сполук). Як і звичайні ґрунтові сапрофіти, ці гриби цілком конкурентоспроможні. При внесенні в ґрунт вони нормально в ньому розвиваються і зберігають здатність вловлювати нематод [5, 6].

У природі існує велика група грибів, які захоплюють і знищують нематод зовсім іншим шляхом. Це так звані ендозойні хижі гриби [3]. Вони уражують нематод як внутрішні паразити, проводячи все життя в тілі своїх жертв і виходять з них тільки перед настанням періоду розмноження. Ураження цими грибами відбувається за допомогою клейких спор, які прилипають до кутикули нематод і при проростанні проникають крізь неї, утворюючи міцелій в тілі свого живителя. Типовим представником цієї групи грибів є *Harposporium anguillulae*, який вперше описав Дж. Лоде понад 80 років тому. За спостереженнями дослідників, після того, як серпоподібні спори *H. anguillulae* прилипають до поверхні тіла нематоди, вони починають проростати, утворюючи тонкі паросткові трубочки, що прокладають собі шлях через зовнішні покриви нематоди. Проникнувши всередину, паросткові трубочки розбухають і утворюють гіллясті нитки, які швидко поширюються по тілу жертви до тих пір, доки воно не виявиться цілком заповненим міцелієм гриба. Після загибелі нематоди, гриб утворює довгі спороутворюючі гіфи, які виходять із залишків її тіла і утворюють спори, за допомогою яких паразит розповсюджується від одного живителя до іншого. Серед ендозойних хижих грибів клейкі спори слугують найбільш поширеним способом ураження нематод [3].

Існують й інші види ендозойних хижих грибів, життєвий цикл яких схожий з життєвим циклом *Harposporium*. Серед цих видів найбільш розповсюдженими є *H. oxycoracum*, *H. helicoides*, *H. subuliforme*, *H. bysmatosporium* [3].

Часто зустрічаються в ґрунті та в рослинних рештках різного походження види *Acrostalagmus*, які також уражують своїх жертв за допомогою спор, і являються як і *Harposporium*, облігатними паразитами. Так, зокрема відомо, що гриб *Acrostalagmus obovatus* утворює так звані слизисті конідіоспори, у виду *A. zeosporus* спори нагадують за формою зерно кукурудзи, а у *A. bactrosporus* вони циліндричної форми. Далеко не рідкісним в природі є вид *Meria coniospora*, який утворює всередині нематод такий же міцелій, як й інші види, проте відрізняється від них незвичайними трикутними спорами, прикріпленими до плодоносних гіф своїми тупими основами [3].

На даний час відомо 6 різних видів *Nematoctonus*, які існують у якості паразитів у листовому перегної, гниючих рослинних залишках та ін. Чотири із шести видів *Nematoctonus* уражують нематод, як й інші ендозойні гриби, за допомогою клейких спор, а два інших види — для захоплення своїх жертв окрім спор, також можуть використовувати липкі відростки, які відходять від їх гіф, подібно до грибів *Arthrobotrys* і *Dactylella*. Типовими представниками цієї групи грибів є *N. concurrens* і *N. haptocladus* [3].

До внутрішніх паразитів нематод також належать представники лагенідієвих грибів, більша частина яких є паразитами прісноводних водоростей. Зокрема, з 1903 р. відомий гриб *Protascus subuliformis*. Нематоди, уражені *P. subuliformis* за допомогою клейких спор, починають дуже повільно пересуватися і поступово відмирають. Гриб швидко розростається та незабаром знищує більшу частину вмісту тіла господаря. Цікавим є той факт, що спори у цього виду гриба утворюються всередині спорангії, що кардинально відрізняє його від *Harposporium*. Незадовго до того, як вміст спорангії почне ділитися на спори, гриб формує вивідний канал, за допомогою якого спори зможуть вивільнитися із спорангії та потрапити назовні [3].

До числа інших ендозойних хижих грибів належить і давно відомий гриб *Mycoscytium vermicolum*, який був описаний 1893 року під іншою назвою. За загальною будовою тіла та життєвим циклом він нагадує *Protascus*, проте відрізняється від нього утворенням блукаючих спор або зооспор [3].

Відносно недавно до невеликої групи хижих лагенідієвих грибів були віднесені види *Haptoglossa heterospora* (вперше його відкрили в Америці 1940 року, а потім виявили в Англії та Данії) та *Gonimochaete horridula* (вперше виявлений 1946 року в Америці), який уражував нематод у гниючих листках клена. На відміну від інших видів грибів, *H. heterospora* прикріплюється до нематод за допомогою спор, що мають великі клейкі лопаті, а характерною ознакою *G. horridula* є утворення дуже довгих вивідних каналів спорангіїв з шипами та мілкі циліндричні спори з клейкими придатками [3].

Також до внутрішніх паразитів нематод належать гриби *Euryancale sacciospora* (належить до *Zoopagalaceae*) та *Meristacrum asterospermum*. Як й інші види грибів вони проникають у тіло нематод за допомогою клейких спор та утворюють всередині міцелій [3].

Як ми бачимо, до групи ендозойних хижих грибів входять представники досить далеких одна від одної груп грибів, об'єднані тільки однією загальною ознакою: всі вони є облігатними паразитами і не можуть існувати поза організмом своїх жертв. За таких умов їх неможливо виділити в чисту культуру і відповідно використати з практичною метою для захисту від фітонематод.

Ідея використовувати хижі гриби для біологічного захисту від нематод з'явилася ще в 30-ті роки минулого століття. Вона здавалася досить привабливою: адже з'явився б надійний, а головне, абсолютно безпечний природний засіб знищення нематод не тільки в ґрунті, а й у тварин і навіть людей. Перші дослідження були проведені англійським вченим М.Б. Лінфордом та його колегами перед другою світовою війною на Гавайських островах, де коренева нематода *Heterodera marioni* С. завдавала серйозної шкоди ананасовим плантаціям. Майже водночас (1938—1942 рр.) французькі дослідники Є. Рубо, Ж. Деказо, Р. Деш'єн, Л. Лами та Е. Вотрен з Інституту Пастера спробували застосувати хижі гриби проти кореневої галової нематоди, яка уражувала бегонії, і нематод, паразитуючих в організмі овець і коней. Ці вчені використовували в своїх дослідках три види грибів: *A. oligospora*, *Dactylella ellipsospora* і *D. bembicodes*. Гриби вирощували у чистій культурі на поживному середовищі, а потім різними способами туди вносили нематоди [3, 11]. На жаль, ці перші досліді не принесли позитивного результату і широкого практичного значення не мали. На такий результат вплинуло кілька причин. Адже, шанси на те, що внесений чужорідний організм, яким є хижий гриб, приживеться, чи витримає конкуренцію з іншими мікроорганізмами, протистоячи хижакам і мікофагам, дуже невеликі [17]. При внесенні нематофагових грибів у ґрунт необхідно мати на увазі, що в лабораторних умовах різні види мікогельмінтів можуть житися хижими грибами. Зокрема, у дослідках радянських вчених *Aphelenchoides composticola* і *A. avenae* однаково інтенсивно жилися, як на молодих культурах активного проти фітонематод штаму *A. oligospora*, так і на неактивних культурах цього гриба [7]. Крім того хижі гриби не завжди витримували несприятливі умови зовнішнього середовища (підвищення або пониження температури та кислотності ґрунту, надлишок або нестача вологи і т.п.). Французькі дослідники встановили, що у різних представників хижих грибів у лабораторних умовах оптимальний прояв хижацтва варіював у досить широких температурних межах (від 13—18°C до 24°C). Однак, більшість дослідів з використанням хижих грибів для біологічного

захисту від фітогельмінтів провадили в закритому ґрунті при контрольованих умовах температури і вологості [6].

Акт хижацтва може відбуватися тільки за певних енергетичних витрат на формування міцелію і ловчих пристосувань. Ці витрати можна компенсувати внесенням органічних речовин, наприклад добрив (гній, компост), але при цьому зростає кількість мікроорганізмів-антагоністів і конкурентів хижих грибів. Ймовірно, це є однією з причин, поряд зі здатністю легко переходити на сапрофітний спосіб живлення, нестабільності результатів використання хижих грибів, як біологічного методу захисту від фітогельмінтів, що відзначали всі дослідники, які працювали в цьому напрямі [16, 17].

Крім того, є й інші складнощі використання хижих грибів проти фітогельмінтів. Перш за все необхідна селекційна робота з підбору видів і штамів найбільш адаптованих до хижацтва і найменш схильних до сапрофітного типу живлення, а також отримання природних та індукованих мутантів [15, 21]. Використання природних популяцій грибів-гельмінтофагів без стабілізуючого відбору та індукованої мінливості або без прямої селекції константних штамів було однією з причин невдач їх практичного застосування [8].

Незважаючи на певні складнощі у створенні та застосуванні біологічних препаратів на основі грибів-гіфоміцетів, окремим вченим вдалося досягти певних результатів. Заслужують на особливу увагу дослідження, які провадив професор Ф.Ф. Сопрунов. Разом з учнями та співробітниками він опублікував близько 30-ти наукових праць, в яких висвітлені питання фізіологічних і екологічних особливостей хижих грибів, а також результати їх використання з метою захисту від нематод, що викликають небезпечні хвороби людини, тварин та рослин. У його лабораторії також були розроблені прості способи виробництва великої кількості чистих культур грибів-гельмінтофагів [11].

Викликають зацікавленість результати дослідів інших радянських вчених, які працювали в сфері вивчення і використання хижих грибів в різних галузях життя і виробництва. Випробовували різні види грибів-гельмінтофагів в багаточисельних вегетаційних і польових дослідах в умовах Туркменської РСР (за участю кандидата біологічних наук Н.М. Свешнікової), в Азербайджанській РСР (на Азербайджанській станції захисту рослин за участю наукового співробітника І.С. Шипінової), в Московській області (на Московській станції захисту рослин за участю Н.В. Горленко та Є.І. Кондакової), на Вел'ямінівській дослідній станції (за участю Н.І. Рождественской та О.Д. Белової), а також в умовах Краснодарського краю (за участю А.І. Беляєва) [11].

Вчені з Інституту гельмінтології (Росія) зосередилися на пошуку і відборі найбільш активних, найбільш хижих штамів. Так, М.В. Мацкевичу та ін. методом складного ступінчастого відбору вдалося одер-

жати активний штам *A. oligospora*, який досліджував ще Воронін [8]. У 1982 р. був виділений з ґрунту (Новосибірська область) інший активний штам цього гриба — ВКМ F-3062 D, а також штам хижого гриба *Duddingtonia flagrans* Dudd. F-882 [12]. За результатами досліджень біопрепарату на основі штаму *Duddingtonia flagrans* Dudd. F-882 на різних культурах (бегонія, огірок, картопля, суніця садова) в закритому ґрунті, встановлено його нематодицидну дію проти галової *Meloidogyne incognita* (зниження зараженості рослин до 0,5 бала), цистоутворюючої *Globodera rostochiensis* (зниження зараженості на 70%) і стеблової *Anguillulina dipsaci* (зниження чисельності в 17 разів) нематод, стимулюючий вплив на ріст і розвиток рослин, а також пролонгуючу захисну дію від фітогельмінтів впродовж трьох років після одноразового застосування на огірках та суніці [1].

В Україні з 1996 р. в Інституті зоології ім. І.І. Шмальгаузена НАН України досліджуються можливості використання біопрепаратів штамів гриба *D. flagrans* Dudd. Сооке проти нематод сільськогосподарських тварин, зокрема, коней.

ВИСНОВОК

Таким чином, за останні десятиліття значно розширилися дослідження видового складу грибів-нематофагів, їх будови, фізіологічних і біохімічних механізмів утворення та функціонування ловчих пристосувань. Продовжуються роботи з вивчення їх екологічних особливостей та взаємовідносин з іншими мікроорганізмами і рослинами. Особлива увага приділяється розробці та впровадженню біопрепаратів на основі активних штамів хижих грибів, удосконаленню методів внесення їх у ґрунт і встановленню оптимальних строків застосування, а також створенню відповідних екологічних умов для життєдіяльності грибів.

БІБЛІОГРАФІЧНИЙ СПИСОК

1. *Ананько Г.Г.* Бионематоды на основе гриба-гельминтофага *Duddingtonia flagrans* f-882 : автореф. дис. на соискание науч. степени канд. биол. Наук : спец. 03.01.06 — биотехнология (в т. ч. бионанотехнологии) / Г.Г. Ананько. — Кольцово, 2012. — 22 с.
2. *Беккер З.Э.* Терпеновый обмен грибов из родов *Trichothecium* и *Arthrobotrys* и гипотеза механизмов хищничества и микопаразитизма / З.Э. Беккер // Известия АН Туркменской ССР. — 1972. — № 6. — С. 28—33.
3. *Даддингтон К.Л.* Хищные грибы — друзья человека / К.Л. Даддингтон. — М.: Изд-во иностр. лит., 1959. — 150 с.
4. *Деккер Х.* Нематоды растений и борьба с ними / Х. Деккер. — М.: Колос, 1972. — 444 с.
5. *Жизнь растений.* Т. 2. Грибы ; Под ред. М.В. Горленко. — М.: Просвещение, 1976. — 479 с.

6. Курт Л.А. Комплексное поражение сельскохозяйственных растений нематодами и грибами, меры борьбы / Л.А. Курт, А.А. Шестеперов, Р.И. Кирюхина. — М., 1986. — 50 с.

7. Мацкевич Н.В. Характер поведения микогельминтов на различных по активности возрасту культурах хищных грибов / Н.В. Мацкевич, Т.В. Теплякова, А.Д. Шестеперов // Микроорганизмы в защите растений. — Новосибирск, 1981. — С. 77—81.

8. Мацкевич Н.В. Изучение возможностей использования хищных грибов-гельминтофагов в борьбе с некоторыми фитонематодами в условиях закрытого грунта / Н.В. Мацкевич и др. // Биологический метод борьбы с вредителями и болезнями растений в закрытом грунте. — М., 1978. — С. 135—150.

9. Метлицкий О.З. Возможность применения грибов-антагонистов в борьбе с нематодами / О.З. Метлицкий // Сельское хозяйство за рубежом. — 1982. — № 1. — С. 18—21.

10. Мехтиева Н.А. Антагонистические взаимоотношения между почвенными гифомицетами и нематодами / Н.А. Мехтиева, А.А. Раджабова, С.Г. Гасанова // Микология и фитопатология. — 1977. — Т. 11. — № 5. — С. 385—393.

11. Сопрунов Ф.Ф. Хищные грибы-гифомицеты и их применение в борьбе с патогенными нематодами / Ф.Ф. Сопрунов. — Ашхабад: Изд-во АН Туркменской ССР, 1958. — 366 с.

12. Теплякова Т.В. Хищные грибы-гифомицеты против паразитических нематод / Т.В. Теплякова, Г.Г. Ананько // Защита и карантин растений. — 2009. — № 6. — С. 22—25.

13. Barron G. Carnivorous mushrooms purpose of the study was to dermine the extent and ability of lignicolous gilled fungi to attack and digest nematodes / G. Barron, R. Thorn // Science. — 1984. — Vol. 224, № 644. — P. 76—78.

14. Dropkin V. Introduction to plant nematology / V. Dropkin. — N.-Y., 1980. — 293 p.

15. 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.

16. Mankau R. Biocontrol: fungi as nematode control agents / R. Mankau // J. Nematol. — 1980. — Vol. 12, № 1. — P. 244—262.

17. Mankau R. Biological control of nematode pests by natural enemies / R. Mankau // Ann. Rev. Phytopathol. — 1960. — Vol. 13, № 3. — P. 441—442.

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

19. Nishizama T. Biocontrol of nematodes by natural enemies / T. Nishizama // Plant Protect. — 1984. — Vol. 38, № 3. — P. 27—33.

20. *Schenck S.* Collagenase production by nematode-trapping fungi / S. Schenck et al. // *Appl. and Environ. Microbiol.* — 1980. — Vol. 40, № 3. — P. 567—570.

21. *Zachariah K.* Evaluating a mutant of the nematode-trapping fungus *Arthrobotrys dactyloides* for biological control / K. Zachariah // *First Intern. Congr. Nematology. Guelph, Ont, Canada, Aug. 5.10.1984/OTAN, ONRA.* — 1984. — P. 110—111.

Сигарева Д.Д., Калатур Е.А. Взаимоотношения между хищными грибами и нематодами и их использование в биологической защите растений

На основании анализа литературных источников отечественных и зарубежных авторов отражена история изучения грибов-гифомицетов, рассмотрены строение и механизм действия аппаратов-ловушек хищных грибов, а также возможность практического их использования в биологической защите от нематод.

Sigareva D.D., Kalatur K.A. Predatory fungi relations with nematodes and their application in biological plant protection

Based upon literary sources highlighted is history of the Hyphomycetes studying, considered is the structure and action of predatory fungi traps, as well as practical application in the biological control of nematodes discussed.