

УДК 581.2:582.22:63:576.3

ФОРМУВАННЯ ФІТОПАТОГЕННОГО ФОНУ В АГРОФІТОЦЕНОЗАХ

А.І. Парфенюк¹, Н.М. Волощук²

¹ Інститут агроекології і природокористування НААН

² Національний університет біоресурсів і природокористування України

Розкрито шляхи формування грибного фітопатогенного фону під час вирощування культурних рослин. Доведено необхідність активізації біоценотичних методів регуляції чисельності популяцій фітопатогенних грибів у агроценозах. Визначено, що високостійкі сорти культур є жорстким чинником добору високовірулентних патотипів фітопатогенних мікроорганізмів, здатних швидко долати стійкість, швидко розмножуватись і спричиняти епіфітотії. Сильно сприйнятливі — стимулюють інтенсивний розвиток як високо- так і низьковірулентних патотипів. Обґрунтовано доцільність розроблення науково-методичних основ контролю мікробіоти рослинними угрупованнями для управління біологічною безпекою агроценозів.

Ключові слова: *грибний фітопатогенний фон, культурні рослини, агроценози, біологічна безпека, мікроміцети.*

Необхідність виробництва якісної продукції рослинництва потребує розв'язання низки проблем, спричинених взаємодією популяцій фітопатогенних грибів із рослинами різного селекційного походження в агроценозах України. Така взаємодія обумовлює характер формування фітопатогенного фону, який є чинником біологічного забруднення агроценозів [1, 2].

Незважаючи на постійне оновлення переліку хімічних засобів захисту культурних рослин від хвороб, спричинених фітопатогенними мікроміцетами, санітарний стан агроценозів принципово не змінюється. Спостерігається збільшення шкідливості відомих хвороб рослин. До них належать кореневі гнилі, борошниста і несправжня борошниста роса огірка, фузаріози та іржа зернових культур, фітофтороз картоплі, бактеріози овочевих і плодкових культур. Їх розвиток часто набуває епіфітотійного характеру і призводить до значних втрат урожаю та зниження його якості. Це зумовлено посиленням залежності агроecosystem від антропогенної енергії, що призводить

до зменшення біологічного різноманіття, до запуску механізму «пестицидного бумерангу» та «еволюційного танцю» в системі «живитель — паразит» [3]. Спостерігається зменшення чисельності еколого-трофічних груп мікроорганізмів і значною мірою змінюється співвідношення між ними, внаслідок чого відбувається порушення функційного зв'язку в агроecosystemах, зниження біологічної активності ґрунту. Придушення автохтонної корисної мікробіоти часто супроводжується збільшенням чисельності фітопатогенних видів мікроорганізмів, що спричиняють розвиток небезпечних хвороб рослин [4, 5].

Концепція фітосанітарної оптимізації агроecosystem базується на принципах максимальної активізації біоценотичних методів регуляції чисельності популяцій шкідливих організмів на основі широкого використання природних ресурсів. Рослини різного селекційного походження, з їх морфологічними та фізіолого-біохімічними ознаками є істотним чинником у формуванні структури мікробіоценозу, його кількісного і якісного складу. Рослини

© А.І. Парфенюк, Н.М. Волощук, 2016

і мікроорганізми перебувають у складних екологічних зв'язках, а за умов високої щільності популяцій мікроби-антагоністи забезпечують стійкість екологічних зв'язків в мікробіоті рослин і здатні ефективно захищати їх від зараження збудниками хвороб різної етіології [6].

Відомо, що чисельність — найважливіший показник популяційної біології, адже всі генетичні зміни в популяціях — мутації, рекомбінантні обміни та інші процеси, є функціями чисельності. А оскільки вірогідність зараження індивідуальних рослин також залежить від чисельності популяцій їх паразитів, вимірювання і вивчення умов, що впливають на динаміку чисельності мікроміцетів — чинників патології рослин, є актуальними дослідженнями [7].

Збудники інфекційних хвороб культурних рослин за типом живлення поділяються на некротрофи і біотрофи. Останніми роками в агрофітоценозах України дедалі більшого значення набувають некротрофи. Це пояснюється їх широкою спеціалізацією та здатністю формувати значний спектр інфекційних структур (міцелій, склероції, пікніди, конідії, хламідоспори), які зберігаються на рослинних рештках, насінні та в ґрунті і з року в рік є основним джерелом хвороб рослин сільськогосподарських культур. Серед таких хвороб — фузаріоз (*Fusarium* spp.), очкова плямистість (*Pseudocercospora herpotrichoides* (Fron) Deighton), септоріоз (*Septoria* spp.) [8–10]. Міцелій грибів може перебувати у стані спокою впродовж зими і поновлювати свою активність весною одночасно із рослиною-живителем. Після цього він заселяє молоді пагони, листки та генеративні органи рослини. Наприклад, у збудника іржі гороху (*Uromyces pisi* (Pers.) de Bary) багаторічний міцелій розвивається у кореневищах молочаю, на яких щорічно утворюються нові хворі пагони, а на них формуються інфекційні структури. Молочай — проміжний живитель патогена, який є первинним джерелом інфекції. За даними низки авторів види роду *Fusarium* Link активно поширюються в агрофітоценозах [11]. Вони здатні уражувати понад 150 видів вищих

рослин, паразитуючи на зерні, сходах та колосках. Збудники очкової плямистості і септоріозу можуть уражувати майже всі злакові культури.

Стійкість рослин до фітопатогенних мікроміцетів може змінюватись впродовж онтогенезу. Це обумовлено комплексом чинників, дія яких ускладнює процес розвитку ендofітних мікроорганізмів або повністю запобігає йому. Завдяки своїм морфологічним та фізіолого-біохімічним особливостям культурні рослини можуть стримувати формування інфекційного матеріалу в агросфері або сприяти його інтенсивному накопиченню [12–16].

Найважливішим чинником, що впливає на поширення фітопатогенних грибів в ареалі виробництва культурних рослин, є їх сприйнятливість. Гриби колонізують сприйнятливі рослини набагато швидше, ніж стійкі. Натомість стійкі сорти рослин завдяки своїм фізіолого-біохімічним властивостям можуть істотно впливати на періоди проникнення грибів у тканини рослин, їх поширення та спороношення, що значно змінює кількість поколінь пропатогенних структур у популяції виду. Відомо, що інтенсивність фітопатогенного фону в агроценозі обумовлено такими властивостями мікроорганізмів, як патогенність, вірулентність і агресивність. Вказані властивості спричиняють хворобу, розширюють спектр рослин-живителів та їх популяцій. Але у відповідь спрацьовують механізми стійкості рослин, які є потужним чинником спрямованого добору в популяціях мікроорганізмів за ознаками «патогенність» і «агресивність» [17, 18].

Як відомо, стійкі сорти можуть значною мірою впливати на життєздатність та фізіологічну активність фітопатогенних організмів, знижуючи їх чисельність в агрофітоценозах. Разом із тим фітопатогени, які потрапляють на лінії з високою стійкістю, утворюють значну кількість спочиваючих структур: склероціїв, спор, хламідоспор або конідій. Так, збудники фузаріозу у несприятливих умовах, за недостатнього живлення, інтенсивно утворюють мікроконідії і майже не формують міцелій. Рівень

стійкості сорту пшениці є одним із головних чинників, від якого залежить поява нових біотипів і рас *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* С.О. Johnson. Сійкі рослини істотно впливають на якість і кількість інфекційного матеріалу, змінюють тип, харчовий статус, життєздатність грибів. У науковій літературі існують відомості, що на сійких рослинах сої домінують високопатогенні штами *Fusarium oxysporum* Schltdl. Це свідчить про спрямований добір високопатогенних форм у популяціях гриба під впливом сортів рослин.

Екологічні взаємини рослин і патогенів пройшли складну еволюцію на молекулярному рівні — рослини в процесі еволюції виробляли дедалі активніші інгібіторні речовини: фітоалексини, PR-білки і пептиди, а патогени, у відповідь, — ефективні біохімічні механізми протистояння вказаним захисним сполукам рослин. Крім того, головними чинниками сумісності патогена і рослини-живителя на ранніх стадіях їх взаємин є, по-перше, характер адгезійних контактів партнерів, по-друге — морфологічні особливості первинних інфекційних структур патогена, їх мінливість [19]. Внаслідок тривалої коєволюції інфекційні структури патогена стали джерелами ендемічних хвороб, які завжди існують в рослинних популяціях. Проте їх шкідливість є незначною, оскільки у живителя виникає до них сійкість, а також накопичуються інші чинники, що знижують вірулентність самих паразитів. Сійкість є характерною для однорічних рослин, які швидко еволюціонують.

Від природних угруповань агрофітоценоз відрізняється цілеспрямованим посівом сортів культурних рослин, недовговічністю існування та відсутністю здатності до поновлення. Цим зумовлено його уразливість шкідливими організмами, порушення захисних функцій екосистеми і необхідність втручання людини для захисту культурних рослин від бур'янів, хвороб, шкідників. Одним із основних чинників фітопатогенного фону в агрофітоценозах є насіння, колонізоване фітопатогенними грибами. Патогенні гриби, бактерії, віру-

си, фітоплазми, насіння квіткових паразитів можуть поширюватись з насінням або іншим посадковим матеріалом. Патогени можуть перебувати на поверхні насіння, зокрема збудники твердої (*Tilletia caries* (DC.) Tul. & C. Tul., *T. laevis* Kuehn) і карликової (*T. controversa* J.G. Kühn) сажки пшениці. Збудник летючої сажки пшениці *Ustilago nuda* (C.N. Jensen) Rostr. проникає у зародок насіння. Під насінневою оболонкою, між насінневою оболонкою та ендоспермом, зберігаються збудники фузаріозу колосу пшениці (*Fusarium graminearum* Schwabe, *F. avenaceum* (Fr.) Sacc., *F. poae* (Peck) Wollenw., *F. sporotrichioides* Sherb., *F. culmorum* (W.G. Sm.) Sacc.), чорного зародка і оливкової плісняви (*Alternaria alternata* (Fr.) Keissl., *Cladosporium herbarum* (Pers.) Link., *Epicoccum nigrum* Link.), пліснявіння насіння (*Rhizopus stolonifer* (Ehreb.) Vuill., *Trichothecium roseum* (Pers.) Link., *Botrytis cinerea* Pers., *Aspergillus* spp., *Penicillium* spp.). Тривалість життєздатності інфекційного збудника в насінні значною мірою залежить від типу патогену та умов зберігання насіння. Деякі бактерії, у насінні або на його поверхні, можуть зберігати життєздатність впродовж декількох років [20, 21].

Патогени можуть зберігатися також у посадковому матеріалі рослин, що розмножуються вегетативно, локалізуючись на поверхні посадкового матеріалу або всередині його тканин. Так, збудник фітофторозу картоплі (*Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary) локалізується всередині бульб, збудник несправжньої борошністої роси цибулі *Peronospora destructor* (Berk.) Casp. ex Berk.) — усередині цибулин. Із контамінованого насіння і посадкового матеріалу формуються хворі рослини, які є джерелом фітопатогенного фону впродовж вегетації. Відомо, що експериментальне зараження рослин здійснюється навіть однією спорою деяких біотрофних грибів (*Puccinia* sp., *Erysiphe* sp.). Напевно, і за природних умов проростки деяких спор цих грибів можуть здійснювати зараження. Натомість для інфікування рослин некротрофними видами грибів, до яких належить більшість аскоміцетів, необхідним є певний

рівень спорового навантаження, нижче якого зараження не відбувається. Адже для подолання захисних властивостей живої тканини і встановлення взаємодії із живителем необхідним є певний мінімум метаболітів паразита (токсинів, ферментів деполімераз), який може бути досягнутий за поєднання багатьох спор. Наприклад, проростки спор *Fusarium* sp. та *Botrytis* sp. утворюють на листках систему анастомозів, за якої апресорії та інфекційні гіфи продукуються тільки нею [22].

Гриби, що уражають підземні органи рослин, натрапляють на додаткові бар'єри, адже тільки невелика їх частина перебуває у безпосередньому контакті із сприйнятливою тканиною (у ризоплані). Пропагули більшості грибів фіксуються ґрунтовими частинками на певній відстані від коренів, яку їм необхідно подолати. Тому Гаррет [23] визначив потенціал інокулюму як енергію, необхідну для зараження. Наприклад, ризоморфи він розглядає як форму кооперації гіфів, необхідну для подолання відстані між коренями. Отже, в поняття потенціалу інокулюму включається не просто кількість пропагул, а ефективна їх кількість. Так, для зараження коренів бавовнику (*Verticillium dahliae* Kleb.) необхідно від чотирьох пропагул на 1 г ґрунту, а для зараження картоплі збудником раку — не менше 200 спор на 1 г ґрунту [24].

На поверхні рослин, особливо у ґрунті, існує складне угруповання, що знижує ефективну концентрацію пропагул фітопатогенів. Це можуть бути паразити рослин, що конкурують за площу зараження або, навпаки, підвищують її сприйнятливості до інфікування; сапротрофи, що конкурують за джерело ґрунтового живлення і продукують протигрибкові речовини, є мікопаразитами. Їх наявність стабілізує популяції фітопатогенів на визначеному рівні. Внаслідок цього значна кількість інокулюму в експериментально заражених ґрунтах не спричиняє 100% ураження рослин, навіть однорідних за сприйнятливості [25].

За масового ураження рослин різних сортів фітопатогенними мікроорганізмами їх чисельність контролюється уже не

взаємодією рослини-живителя і патогена, а взаємодією їх популяцій. Адже вид фітопатогену у генетичному аспекті не завжди однорідний. У його межах існують фізіологічні раси із різною вірулентністю та агресивністю. Наприклад, у гриба *Puccinia graminis* Pers. відомо понад 300 фізіологічних рас. Своєю чергою сорти сільськогосподарських культур характеризуються стійкістю та сприйнятливості. Крім того, у природі ці популяції взаємодіють під впливом чинників навколишнього природного середовища [26].

Виробництво сортів з різною стійкістю безпосередньо впливає на характер розвитку фітопатогену. За одних і тих самих метеорологічних умов на посівах сприйнятливого сорту може розвиватись епіфітотія, а на посівах стійкого — спостерігатись повільний розвиток хвороби або відсутність патології. Наприклад, за взаємодії із біотрофами на пізніх етапах онтогенезу стійкість рослин дещо зростає, а за взаємодії із некротрофами — істотно знижується. За таких умов колонізація рослинних тканин та спороутворення гриба відбувається інтенсивніше порівняно з молодими рослинами внаслідок активізації патогенів, що були у латентному стані в молодих тканинах. Різниця між сортами рослин може впливати не тільки на утворення, але і на розповсюдження пропагатиивних структур фітопатогенних грибів.

Вирішальним чинником зміни співвідношення в популяціях збудників хвороб є стійкість сорту. Генотип стійкості генерує значний селективний тиск на популяцію гриба, що призводить до вибіркового збереження і швидкого розмноження вірулентних клонів. Безперервна мінливість властивостей паразитизму спричиняє втрату стійкості сортів.

Отже, результати аналізу літературних джерел свідчать, що на склад та динаміку популяції фітопатогенних грибів визначальний вплив мають біотичні чинники, серед яких провідне місце займає селективний тиск стійких сортів рослин.

Взаємозв'язки грибів та рослин характеризуються давністю та різноплановістю. Вони зводяться до двох головних типів:

взаємодії грибів з живими рослинами і деструкції рослинних решток. Паралельно виникли й інші асоціації з рослинами біотрофних і некротрофних фітопатогенів. Унаслідок коеволуції вони стали джерелами ендемічних хвороб, які завжди присутні в рослинних популяціях. Серед численних механізмів толерантності рослин до збудників ендемічних хвороб особливе значення має високий поліморфізм, що значною мірою зумовлено співіснуванням з грибними паразитами.

Механізми стійкості до ендемічних хвороб виробилися як результат безперервності еволюції. Види рослин, що не еволюціонують разом із паразитами, потрапляючи в нові умови, жорстко уражуються ендемічними хворобами. Але ендемічні види фітопатогенів хоч і є агресивними щодо живителів, однак зберігають властивість співіснування з ними. Гриби можуть спричинити еволюційну сегрегацію видів рослин. Вони захищають сформований фітоценоз, від заселення новими організмами.

Отже, вищі і нижчі організми (рослина і патогенний гриб) становлять цілісну систему, в якій здійснюється взаємний популяційний відбір за певних правил — обидва види перебувають в рівновазі лише за відповідних умов. Їх зміна може порушити рівновагу, найчастіше на користь паразита. Зміни природних умов зумовлюють тимчасові флуктуації, а антропогенні дії призводять до незворотних наслідків. Такі зміни можна звести до чотирьох основних типів, наведемо механізм їх дії:

- орне землеробство з внесенням добрив різко змінює співвідношення різних груп мікроорганізмів у ґрунті, надаючи перевагу, в основному, фітопатогенним видам. Знижується чисельність мікоризоутворювальних і сапротрофних грибів-антагоністів фітопаразитів;
- зниження фітоценологічної і популяційної різноманітності рослин в агроценозах порівняно з природними ценозами зумовлює масове накопичення вірулентних штамів фітопатогенів;
- завезення з рослинним матеріалом нових патогенних грибів спричиняє епіфі-

тотії місцевих видів рослин, що не мають стійкості до них. Так, загибель веймутової сосни від іржі і каштанів від раку кори сталися внаслідок розповсюдження паразитів на нові території і ураження ними ендемічних рослин;

- погіршення умов існування дикорослих рослин через накопичення ксенобіотиків у воді, ґрунті і повітрі, а також унаслідок високого рекреаційного навантаження та інших чинників, зумовлених діяльністю людей, робить їх значно чутливішими до патогенних грибів. Так, евкаліптові ліси у Східній Австралії загинули від кореневої гнилі, викликаной *Phytophthora cinnamomi* Rands. у місцях з високим рекреаційним навантаженням, де із-за ущільнення ґрунту і витіснення повітря корінці відмирили, поступаючись інфекційним ураженням.

Отже, вирощування стійких сортів культурних рослин — екологічно безпечний метод їх захисту від хвороб. Разом із тим переваги багатьох стійких сортів є короткотривалими, оскільки під час їх вирощування виникають нові типи фітопатогенних мікроорганізмів або збільшується частота їх трапляння, що послаблює існуючу стійкість. Швидкість, з якою це відбувається, залежить не тільки від мінливості паразита, але і від механізму стійкості організму-живителя. Сорти, що втратили стійкість, стають резерваторами високопатогенних рас і штамів фітопатогенних мікроорганізмів, які в процесі розмноження можуть спричинити епіфітотії. Особливо небезпечними вважаються широко спеціалізовані некротрофні види грибів, які здатні паразитувати на значній кількості видів культурних рослин, швидко накопичуватись і зберігатись на насінні, плодах, коренеплодах, рослинних рештках та у ґрунті впродовж тривалого часу.

Тому стійкий сорт, особливо створений шляхом генетичного модифікування, є потужним чинником спрямованого добору в популяціях мікроорганізмів за ознаками патогенності та агресивності, а сприйнятливий сорт — потужним чинником росту їх популяцій. Вони значною мірою впливають на якісні та кількісні показники фітопато-

генного фону, що значно погіршує умови агрофітоценозів і певною мірою біологічну безпеку агроєкосистем.

Охарактеризовані процеси, що відбуваються в агробіоценозах, перешкоджають їх відновленню і порушують звичайне функціонування, що потребує системного підходу до аналізу загальних особливостей діяльності агробіоценозів як динамічних природних систем. Зауважимо, що результати такого аналізу забезпечують не тільки теоретичні пізнання, а й дають змогу встановити чинники розбалансування агробіоценозів у разі їх нераціонального використання і антропогенної деградації, визначити найбільш дієві шляхи відновлення механізмів саморегулювання з метою фітосанітарної оптимізації.

Відомо, що концепція фітосанітарної оптимізації агроєкосистем базується на принципах максимальної активізації біоценотичних методів регуляції чисельності популяцій шкідливих організмів унаслідок широкого використання природних ресурсів. Тому концептуальні засади наших досліджень спираються на розуміння того, що рослинний організм є основою агроєкосистеми. Сорт рослини, що характеризується певним набором морфологічних і фізіолого-біохімічних ознак, є істотним чинником у формуванні структури мікробіоценозу,

його кількісного та якісного складу. Ми вважаємо за необхідне враховувати все різноманіття і складність екологічних зв'язків культурних рослин з фітопатогенними та корисними мікроорганізмами в агроєкосистемах, адже це сприяє їх збалансованості.

ВИСНОВКИ

Небезпечними чинниками забруднення довкілля, поряд з радіонуклідами, важкими металами та пестицидами, є інфекційні хвороби рослин, у т.ч. трансгенних, що виникають і набувають значного розвитку внаслідок розбалансованості корисної і патогенної мікрофлори. Ця розбалансованість спричиняється високостійкими або сильно сприйнятливими сортами, зокрема трансгенними. Високостійкі сорти є жорстким чинником добору високовірulentних патотипів фітопатогенних мікроорганізмів, що здатні за незначні терміни долати стійкість, швидко розмножуватись і зумовлювати епіфітотії. Сильносприйнятливий — стимулюють інтенсивний розвиток як високо-, так і низьковірulentних патотипів. Це також призводить до утворення епіфітотій, які спричиняють підвищення швидкості формоутворювальних процесів і виникнення нових агресивних патотипів, здатних долати стійкість рослин і інтенсивно розмножуватись.

ЛІТЕРАТУРА

1. *John M.W.* Commercial use of fungi as plant disease biological control agents: Status and prospects, biocontrol agents progress, problems and potential / M.W. John, R.D. Lumsden. — 2001. — 401 p.
2. *Butt M.* Introduction — fungal biological control agents: progress, problems and potential / M. Butt, C. Jackson, N. Magan // *Pestic. Outlook*. — 2000. — Vol. 11. — P. 186–191.
3. *Жученко А.А.* Адаптивный потенциал культурных растений / А.А. Жученко. — Кишинев, 1988. — 766 с.
4. *Юрчак Л.Д.* Еколого-алелопатичні аспекти взаємодії ароматичних рослин і мікроорганізмів в агрофітоценозах / Л.Д. Юрчак // X з'їзд товариства мікробіологів України: тези доп. — О.: Астропринт, 2004. — С. 316.
5. *Функциональное биоразнообразие почвенных микробных сообществ при внесении органических субстратов различной природы / М.В. Горленко, О.С. Якименко, М.В. Голиченков, Н.В. Кос-*
6. *Hadar Yitzhak Kalliope K.* Papadopoulou. Suppressive Composts / Hadar Yitzhak Kalliope K. Papadopoulou // *Microbial Ecology Links Between Abiotic Environments and Healthy Plants Annual Review of Phytopathology*. — 2012. — Vol. 50. — P. 133–153.
7. *Дьяков Ю.Т.* Популяционная биология фитопатогенных грибов / Ю.Т. Дьяков. — М.: Муравей, 1998. — 377 с.
8. *Захист злакових і бобових культур від шкідників, хвороб і бур'янів / М.О. Білик, М.Д. Євтушенко, Ф.М. Марюгін [та ін.]; за ред. В.К. Пантелєєва.* — Х.: Еспада — 2005. — 670 с.
9. *Вусатий Р.О.* Структура патогенності західноукраїнської популяції збудника церкоспорельозу пшениці / Р.О. Вусатий // *Захист і карантин рослин*. — 2005. — Вип. 49. — С. 56–64.
10. *Горбачова Н.П.* Видовий склад грибів роду *Septoria* — збудників септоріозу листя озимої пшениці в

- Лісостепу України / Н.П. Горбачова // Захист і карантин рослин. — 2004. — Вип. 50. — С. 156–160.
11. Власенко В.В. Сучасні погляди на вплив фітопатогенів в агрофітоценозах при заготівлі та збереженні кормів / В.В. Власенко // Корми і кормовиробництво. — 2012. — № 74. — С. 202.
 12. Стерлікова О.М. Алелопатичні особливості сортів/гібридів огірка за взаємодії з мікроміцетом *Alternaria cucumerina* Elliot / О.М. Стерлікова, А.І. Парфенюк // Агроекологічний журнал. — 2013. — № 2. — С. 84–87.
 13. Безноско І.В. Вплив метаболітів сортів перцю солодкого на інтенсивність спорування мікроміцета *Alternaria solani* (Ell. et Mart.) / І.В. Безноско // Агроекологічний журнал. — 2013. — № 2. — С. 106–109.
 14. Безноско І.В. Алелопатичні особливості сортів перцю солодкого за взаємодії з мікроміцетом *Fusarium oxysporum* f. *lycopersici* Sacc. / І.В. Безноско // Біоресурси і природокористування. — 2013. — Т. 5, № 3–4. — С. 96–99.
 15. Безноско І.В. Роль аскорбінової кислоти і цукрів у взаємодії сортів перцю солодкого та мікроміцету *Alternaria solani* (Ell. et Mart.) / І.В. Безноско // Агроекологічний журнал. — 2013. — № 4. — С. 130–132.
 16. Благініна А.А. Вплив метаболітів рослин різних сортів пшениці озимої на інтенсивність пропагулоутворення грибів *Fusarium oxysporum* Schlecht. та *Alternaria tenuis* Ness. et Fr. / А.А. Благініна, А.І. Парфенюк // Агроекологічний журнал. — 2013. — № 2. — С. 87–90.
 17. Парфенюк А.І. Формування церкоспорельозного фонду сортами пшениці озимої / А.І. Парфенюк // Основи біологічного рослинництва в сучасному землеробстві: Збірник наукових праць Уманського національного університету садівництва. — Умань, 2011. — С. 382–385.
 18. Парфенюк А.І. Сорти сільськогосподарських культур, як фактор біоконтролю фітопатогенних мікроорганізмів в агрофітоценозах / А.І. Парфенюк // Агроекологічний журнал. — 2009. — С. 248–250. — (Спец. випуск).
 19. Морфологическая изменчивость возбудителя мучнистой росы пшеницы в связи с его паразитической адаптацией к различным по устойчивости пшенично-эгилопсным линиям / А.С. Рябенко, Г.В. Сержкина, Г.Н. Мишина, Л.Н. Андреев // Изв. РАН. — 2003. — № 3. — С. 315–321. — (Серия: Биология).
 20. Баума О.В. Видовий склад грибів роду *Fusarium* Link. колосу озимої пшениці в різні фази вегетації рослин, їх фітотоксичні властивості / О.В. Баума // Наук. вісник НАУ. — 2001. — № 39. — С. 32–36.
 21. Баума О.В. Фунгістатична активність сполук азапіримідинового ряду по відношенню до мікрофлори колосу озимої пшениці / О.В. Баума, М.О. Платонов // Бюл. Ін-ту с.-г. мікробіології УААН. — 2000. — № 7. — С. 90–91.
 22. Sutton J.C. Epidemiology of wheat head blight and maize ear rot caused by *Fusarium graminearum* / J.C. Sutton // Canadian journal of plant pathology. — 1982. — Vol. 4. — P. 195–209.
 23. Garrett S.D. Soil conditions and the take-all diseases of wheat / S.D. Garrett // Ann. Appl. Biol. — 1936. — No. 23. — P. 667–699.
 24. Scott P.R. Interactions between cultivars of wheat and isolates of *Cercospora herpotrichoides* / P.R. Scott, T.W. Hollins // Trans. Br. Mycol. Soc. — 1977. — No. 69. — P. 397–403.
 25. Teperi E. Screening for fungal antagonists of seed-borne *Fusarium culmorum* on wheat using *in vivo* tests / E. Teperi, M. Keskinen, E. Ketoja // European Journal of Plant Pathology. — 1998. — Vol. 104. — No. 3. — P. 243–251.
 26. Interaction between microbial residents of cereal roots / P.T.W. Wong, C.A. Parker, A.D. Rovira [et al.] // Ecology and Management of Soilborne Plant Pathogens: Proceedings of Section 5 of the Fourth International Congress of Plant Pathology. — Melbourne, 1983. — P. 144–147.

REFERENCES

1. John M.W., Lumsden R.D. (2001). Commercial use of fungi as plant disease biological control agents: Status and prospects, biocontrol agents progress, problems and potential, 401 p. (in English).
2. Butt M., Jackson C., Magan N. (2000). Introduction — fungal biological control agents: progress, problems and potential tariq, fungi as biocontrol agents progress, problems and potential. Pestic. Outlook, Vol. 11, pp. 186–191 (in English).
3. Zhuchenko A.A. (1988). *Adaptivnyy potentsial kulturykh rasteniy* [The adaptive capacity of cultivated plants]. Kishenev, 766 p. (in Russian).
4. Yurchak L.D. (2004). *Ekoloho-alelopatychni aspekty vzaemodii aromatychnykh roslin i mikroorganizmiv v ahrofitotsenozakh* [Ecological aspects of interaction alelopatychni aromatic plants and microorganisms in agrophytocenoses]. X zid tovarystva mikrobiolohiv Ukrainy: tezy dopovidy [X Congress of the Society of Microbiologists of Ukraine: Theses]. Odesa: Astroprint Publ., pp. 316 (in Ukrainian).
5. Gorlenko M.V., Yakimenko O.S., Golichenkov M.V., Kostina N.V. (2012). *Funktsionalnoe bioraznoobrazie pochvennykh mikrobnykh soobshchestv pri vnesenii organicheskikh substratov razlichnoy prirody* [Functional biodiversity of soil microbial communities in making organic substrates of various natures]. Vesti Mosk. UN-ta, No. 2, pp. 17 (Seriya: Pochvovedenie) (in Russian).
6. Hadar Yitzhak Kalliope K. Papadopoulou. (2012). Suppressing Composts, Microbial Ecology Links Between Abiotic Environments and Healthy Plants Annual Review of Phytopathology, Vol. 50, pp. 133–153 (in English).
7. Dyakov Yu.T. (1998). *Populyatsionnaya biologiya fitopatogennykh gribov* [Population biology of plant pathogenic fungi]. Moskva: Muravey Publ., 377 p. (in Russian).

8. Pantieliciev V.K., Bilyk M.O., Yevtushenko M.D., Mariutin F.M. (2005). *Zakhyst zlakovykh i bobovykh kultur vid shkidnykh, khvorob i burianiv* [Protection of cereal and legume crops from pests, diseases and weeds]. Kharkiv: Espada Publ., 670 p. (in Ukrainian).
9. Vusatyi R.O. (2005). *Struktura patohennosti zakhidnoukrainskoi populiatsii zbudnyka tserkosporelozu pshenytsi* [The structure of Western populations pathogen pathogenicity tserkosporelozu wheat]. *Zakhyst i karantyn roslyn* [Protection and Plant Quarantine]. Iss. 49, pp. 56–64 (in Ukrainian).
10. Horbachova N.P. (2004). *Vydovyi sklad hrybiv rodu Septoria – zbudnykh septoriozu lystia ozymoi pshenytsi v Lisostepu Ukrainy* [The species composition of fungi of the genus Septoria – pathogens Septoria leaf of winter wheat in the steppes of Ukraine]. *Zakhyst i karantyn roslyn* [Protection and Plant Quarantine]. Iss. 50, pp. 156–160 (in Ukrainian).
11. Vlasenko V.V. (2012). *Suchasni pohliady na vplyv fitopatoheni v ahrofitotsenozakh pry zahotivli ta zberezheni kormiv* [Current views on the impact of pathogens in agrophytocenoses in harvesting and preservation of forage]. *Kormy i kormovyrobnnytstvo* [Feed and fodder]. No. 74, pp. 202 (in Ukrainian).
12. Sterlikova O.M., Parfeniuk A.I. (2013). *Alelopatychni osoblyvosti sortiv/hibrydiv ohirka za vzaiemodii z mikromitsetom Alternaria cucumerina Elliot* [Alelopatychni features varieties/hybrids of cucumber interaction with Micromycetes *Alternaria cucumerina* Elliot]. *Ahroekolohichnyi zhurnal* [Agroecological journal]. No. 2, pp. 84–87 (in Ukrainian).
13. Beznosko I.V. (2013). *Vplyv metabolitiv sortiv pertsii solodkoho na intensyvnist sporoutvorennia mikromitseta Alternaria solani (Ell. et Mart.)* [The influence of metabolites of sweet pepper varieties on intensity sporogonic Micromycetes *Alternaria solani* (Ell. et Mart.)]. *Ahroekolohichnyi zhurnal* [Agroecological journal]. No. 2, pp. 106–109 (in Ukrainian).
14. Beznosko I.V. (2013). *Alelopatychni osoblyvosti sortiv pertsii solodkoho za vzaiemodii z mikromitsetom Fusarium oxysporum f. lycopersici Sacc.* [Alelopatychni features varieties of sweet pepper interaction with Micromycetes *Fusarium oxysporum* f. *lycopersici* Sacc.] *Bioresursy i pryrodokorystuvannia* [Life and Environmental Sciences]. Vol. 5, No. 3–4, pp. 96–99 (in Ukrainian).
15. Beznosko I.V. (2013). *Rol askorbinovoi kysloty i tsukru v vzaiemodii sortiv pertsii solodkoho ta mikromitsetu Alternaria solani (Ell. et Mart.)* [The role of ascorbic acid and sugars in cooperation varieties of sweet pepper and Micromycetes *Alternaria solani* (Ell. et Mart.)]. *Ahroekolohichnyi zhurnal* [Agroecological journal]. No. 4, pp. 130–132 (in Ukrainian).
16. Blahinina A.A., Parfeniuk A.I. (2013). *Vplyv metabolitiv roslyn riznykh sortiv pshenytsi ozymoi na intensyvnist propahuloutvorennia hrybiv Fusarium oxysporum Schlegl. ta Alternaria tenuis Ness. et Fr.* [The influence of metabolites of plants of different varieties of winter wheat in intensity propahuloutvorennia fungi *Fusarium oxysporum* Schlegl. and *Alternaria tenuis* Ness. et Fr.]. *Ahroekolohichnyi zhurnal* [Agroecological journal]. No. 2, pp. 87–90 (in Ukrainian).
17. Parfeniuk A.I. (2011). *Formuvannia tserkosporeloznoho fonu sortamy pshenytsi ozymoi* [Formation tserkosporeloznoho background of winter wheat]. *Osnovy biolohichnoho roslinnytstva v suchasnomu zemleobstvi: Zbirnyk naukovykh prats Umanskooho natsionalnoho universytetu sadivnytstva* [Basics biological crop in modern agriculture: Proceedings of Uman National University of Horticulture], pp. 382–385 (in Ukrainian).
18. Parfeniuk A.I. (2009). *Sorty silskohospodarskykh kultur, yak faktor biokontroliu fitopatohennykh mikroorganizmiv v ahrofitotsenozakh* [Crop varieties as a factor biocontrol of pathogenic microorganisms in agrophytocenoses]. *Ahroekolohichnyi zhurnal* [Agroecological journal], pp. 248–250 (in Ukrainian).
19. Ryabchenko A.S., Serezhkina G.V., Mishina G.N., Andreev L.N. (2003). *Morfologicheskaya izmenchivost vzbudytelya muchnistoy rosy pshenitsy v svyazi s ego paraziticheskoy adaptatsiyei k razlichnym po ustoychivosti pshenichno-egilopsnym liniyam* [Morphological variability of wheat powdery mildew pathogen due to its adaptation to various parasitic on the stability of wheat-egilopsnym lines]. *Izv. RAN*, No. 3, pp. 315–321 (in Russian).
20. Bashta O.V. (2001). *Vydovyi sklad hrybiv rodu Fusarium Link. kolosu ozymoi pshenytsi v rizni fazy vechetatsii roslyn, yikh fitotoksichni vlastyosti* [The species composition of fungi of the genus *Fusarium* Link. ear winter wheat in different phases of the growing season, they phytotoxic properties]. *Nauk. visnyk NAU* [Science Bulletin of NAU]. No. 39, pp. 32–36 (in Ukrainian).
21. Bashta O.V., Platonov M.O. (2000). *Funhstatychna aktyvnist spoluk azapirimidynovoho riadu po vidnoshenni do mikroflory kolosu ozymoi pshenytsi* [Fungistatic activity of compounds azapirimidynovoho series against the ear microflora of winter wheat]. *Biul. In-tu s.-h. mikrobiolohii UAAN* [Bulletin of the Institute of Agriculture Microbiology UAAS]. No. 7, pp. 90–91 (in Ukrainian).
22. Sutton J.C. (1982). *Epidemiology of wheat head blight and maize ear rot caused by Fusarium graminearum*, Canadian journal of plant pathology, Vol. 4, pp. 195–209 (in English).
23. Garrett S.D. (1936). *Soil conditions and the take-all diseases of wheat / S.D. Garrett*, Ann. Appl. Biol., No. 23, P. 667–699 (in English).
24. Scott P.R., Hollins T.W. (1977). *Interactions between cultivars of wheat and isolates of Cercospora herpotrichoides*, Trans. Br. Mycol. Soc., No. 69, pp. 397–403 (in English).
25. Teperi E., Keskinen M., Ketoja E. (1998). *Screening for fungal antagonists of seed-borne Fusarium culmorum on wheat using in vivo tests*, European Journal of Plant Pathology, Vol. 104, No. 3, pp. 243–251 (in English).
26. Wong P.T.W., Parker C.A., Rovira A.D. (1983). *Interaction between microbial residents of cereal roots, Ecology and Management of Soilborne Plant Pathogens: Proceedings of Section 5 of the Fourth International Congress of Plant Pathology*, Melbourne, pp. 144–147 (in English).