

УДК 632.651 : 632.4 : 631.466.1 : 632.931

Взаємовідносини між мікогельмінтами і грибами та їх використання в захисті рослин від хвороб (огляд)

К. А. Калатур¹, Л. А. Пилипенко²

¹Інститут біоенергетичних культур і цукрових буряків НААН України, вул. Клінічна, 25, м. Київ, 03110, Україна, e-mail: kkalatur@meta.ua

²Національна академія аграрних наук України, вул. Омеляновича-Павленка, 9, м. Київ, 02000, Україна, e-mail: liliya.pylypenko@gmail.com

Мета. Проаналізувати вітчизняні й зарубіжні наукові джерела щодо впливу мікогельмінтів на видовий склад та чисельність фітопатогенних видів грибів і грибів, які утворюють мікоризу, а також можливість їх використання в біологічному захисті рослин від хвороб. **Результати.** Мікогельмінти, або типові мікофаги, до яких належать види з родин Aphelenchidae, Aphelenchoididae, Tylenchidae і Neotylenchidae, можуть як позитивно, так і негативно впливати на видовий склад і чисельність грибної флори в ризосфері рослин. Зокрема, такі види нематод як *Aphelenchus avenae*, *Aphelenchoides composticola*, *Aphelenchoides saprophilus*, *Aphelenchoides hamatus*, *Ditylenchus myceliophagus* та ін., живлячись поживними речовинами, які вони висмоктують з міцелію фітопатогенних грибів (*Rhizoctonia solani*, *Botrytis cinerea*, різні види *Fusarium*, *Verticillium*, *Pyrenochaeta*, *Pythium arrhemomanes*, *Armillaria mellea*, *Microdochium nivale*, *Mortierella hyanina* та ін.), сприяють зменшенню їх шкідливості в посівах різних сільськогосподарських культур. Однак, відзначено, що мікогельмінти можуть також житися міцелієм мікоризних грибів і таким чином побічно підвищувати сприйнятливість рослин до ураження збудниками хвороб. Наразі проводяться дослідження щодо можливості використання мікогельмінтів як біоагентів проти фітопатогенних видів грибів. **Висновки.** Мікогельмінти можуть відігравати провідну роль у захисті рослин від паразитичних видів грибів. Однак ефективність їх використання залежить від кількості особин, яку вносять у ґрунт, видової приналежності як патогенного гриба, так і гриба-антагоніста, а також від численних біотичних та абіотичних чинників. Тому розроблення та впровадження методів захисту культур за допомогою мікогельмінтів вимагає від учених комплексного підходу до вивчення механізмів взаємодії між усіма біологічними організмами, які беруть участь у патогенезі тієї чи іншої хвороби, та максимально враховувати чинники, від яких також залежить практичний успіх проведених досліджень.

Ключові слова: мікогельмінти; паразитичні види грибів; мікориза; хвороба; захист рослин.

Вступ

Нематоди є однією з найчисельніших і різноманітних груп багатоклітинних організмів, які поширені практично в усіх природних зонах земної кулі – від арктичних водойм до термальних джерел, від торфовищ тундри до сипучих пісків пустель. Багато з них є паразитами людини та більшості хребетних і безхребетних тварин, трапляються в усіх органах і тканинах рослин. При всьому різноманітті екологічних ніш, де були виявлені нематоди, найбільше їх мешкає в ґрунті – ідентифіковано приблизно 5000 видів. Вони є невід’ємною частиною ґрунтової біоти і відіграють важливу роль у таких екологічних процесах як гниття, мінералізація та кругообіг азоту, а їх діяльність із деградації органічної речовини можна порівняти за масштабом лише з діяльністю бактерій [1–4]. Адже щільність їхніх популяцій на 1 м² може вимірюватися мільйонами особин і становити 90 % від чисельності всіх безхребетних, тоді як біомаса становить 2 % від загальної зоомаси в ґрунті [4, 5].

За екологічною класифікацією О. О. Парамонова [1] ґрунтові нематоди розподіляються на декілька груп: еусапробіонти, девісапробіонти, пара-ризобіонти та фітогельмінти специфічного і неспецифічного патогенного ефекту. Найбільша кількість видів нематод належить до групи еусапробіонтів, або типових сапробіотів з родин Rhabditidae та Diplogasteridae. Вони пов’язані

Калатур К. А., Пилипенко Л. А. Взаємовідносини між мікогельмінтами і грибами та їх використання в захисті рослин від хвороб. Новітні агротехнології. 2018. № 6. URL: <http://jna.bio.gov.ua/article/view/165242>.

<http://jna.bio.gov.ua/>

трофічними відносинами з рослинними рештками, які розкладаються в ґрунті. Основна їхня їжа – бактерії. Девісапробіонти живляться мікроорганізмами і соками кореневих клітин, а деякі види – вмістом клітин ґрунтових водоростей і грибних гіф. До цієї групи належать нематоди з родин Panagrolaimidae, Cephalobidae і частково Plectidae. До групи пара-ризобіонтів належать представники родин Alaimidae, Monhysteridae і Chromadoridae. Вони зосереджуються в ризосфері рослин і живляться водоростями, бактеріями, міцелієм грибів та вмістом кореневих клітин [1].

Група фітогельмінтів відповідно до своєї назви включає здебільшого спеціалізованих паразитів рослин. Але й тут є види нематод, які пов'язані з сапротрофними ґрунтовими організмами. Це мікогельмінти, або типові мікофаги, до яких належать види з родин Aphelenchidae, Aphelenchoididae, Tylenchidae і Neotylenchidae. Ці ектопаразитичні фітогельмінти концентруються в осередках розвитку грибів і живляться поживними речовинами, які висмоктують з їх міцелію. Крім того, вони можуть механічно переносити на своєму тілі спори та шматочки міцелію грибів, поширюючи їх від рослини до рослини [1–4, 6–9].

Саме трофічний зв'язок мікогельмінтів з різними видами грибів спонукав вчених до глибшого і докладнішого вивчення взаємовідносин між цими двома групами мікроорганізмів. Цікавим виявилось те, що ці нематоди можуть як позитивно, так і негативно впливати на видовий склад і чисельність грибної флори в ризосфері рослин. Адже встановлено, що вони живляться не тільки мікоризними та іншими корисними для рослин грибами, а й паразитичними видами, які рясно трапляються в коренях хворих рослин [1–4, 6–11]. Проте повністю розкрити питання щодо механізмів взаємин у комплексі рослина – мікогельмінт – гриб та врахувати всі чинники, які на нього впливають, доволі проблематично. Це підтверджують результати досліджень, які подекуди є суперечливими.

Мета дослідження – проаналізувати й узагальнити вітчизняні та зарубіжні наукові джерела щодо впливу мікогельмінтів на видовий склад і чисельність фітопатогенних видів грибів та грибів, які утворюють мікоризу, а також можливість їх використання в біологічному захисті рослин від хвороб.

Результати досліджень

Установлено [1–4], що нематоди-мікофаги можуть знижувати чисельність фітопатогенних грибів у ґрунті, і таким чином сприяти зменшенню їх шкідливості у посівах сільсько-господарських культур. Так, однією з типових представників мікогельмінтів є нематода *Aphelenchus avenae*. У природі вона зазвичай живиться сапрофітними грибами, однак до її раціону можуть входити і багато паразитичних видів. Це було підтверджено численними дослідженнями на різних культурах. Так, за сумісного внесення в ґрунт 25 000 особин афеленхів та гриба *F. culmorum* лише 24 % рослин пшениці загинуло від фузаріозу, тоді як у контролі, де нематоди були відсутні, кількість уражених хворобою рослин досягло 80 % [12]. Аналогічні результати отримано в експериментах О. А. Кулініча [13, 14] – за зараження ґрунту тільки фітопатогенними грибами роду *Fusarium* загинуло 98 % сіянців сосни, проте за сумісного внесення в ґрунт і грибів, і мікогельмінтів *A. avenae*, загибель насіння, проростків та сходів сосни від фузаріозу зменшилася в 1,6 раза.

Також було виявлено, що після внесення в ґрунт саме *A. avenae* відбулося зниження ураження коренів кукурудзи грибом *Pythium arrhemomanes* [15], томатів – *Pyrenochaeta lycopersici* [16], квасолі та гороху – *Rhizoctonia solani*, *Fusarium solani* f. sp. *pisi*, *F. solani* f. sp. *phaseoli*, *Fusarium oxysporum* f. sp. *pisi*, *Pythium debaryanum* і *P. ultimum* [17], а сходів цвітної капусти [18] та бавовнику – *R. solani* [19]. Дослідники відзначили, що мікогельмінти збиралися навколо кожної насінини бавовнику в кількості 3–5 тис. екземплярів та поступово знищили гриб [19].

Крім того виявилось, що патогенні для рослин гриби *R. solani*, *Pyrenochaeta terrestris*, *Verticillium albo-atrum*, *F. solani*, *Armillaria mellea* є придатнішими для розмноження *A. avenae*, ніж сапрофітні види *Penicillium* sp. та *Aspergillus terreus*. Її чисельність на вищезгаданих паразитичних грибах за три тижні збільшилася від поодиноких особин до 70–100 тис. екз. [4, 6, 19]. Науковці з Іраку встановили, що найсприятливішим для розмноження цього виду нематоди є гриб *Fusarium graminearum*, потім *F. oxysporum* та *Verticillium dahlia* відповідно [20].

Hasna та ін. [21], які вивчали харчову привабливість таких видів грибів як *P. lycopersici*, *Botrytis cinerea*, *R. solani* штами AG 3 і AG 2-1, *V. dahliae*, *Pyrenochaeta bulbillosa*, *Mortierella hyanina* і *Trichoderma harzianum* для мікогельмінтів *A. avenae* та *Aphelenchoides* spp., відзначили, що нематоди жилилися міцелієм усіх видів грибів, проте найбільше їх зафіксовано на *P. lycopersici* та *P. bulbillosa*.

Дослідженнями, проведеними у Франції, встановлено, що крім *A. avenae* розвиток фітопатогенних грибів пригнічують й інші види фітонематод, а саме *Aphelenchoides composticola*, *A. saprophilus*, *A. hamatus*, *Ditylenchus myceliophagus* й ін. Наразі відомо, що мікогельмінт *A. composticola* знищує паразитичний опеньок *A. mellea*, який руйнує деревину [19] та ефективно захищає рослини дині від ураження *F. oxysporum* [22], а *A. hamatus*, живлячись міцелієм гриба *F. culmorum*, стримував розвиток фузаріозу в посівах ячменю і пшениці [23].

Антогоністом грибів із роду *Fusarium* є також мікогельмінт *A. saprophilus*. Цей вид нематоди не тільки інтенсивно розмножувався на рослинах озимої пшениці, уражених «сніговою пліснявою», а й обмежував прояв цієї хвороби, живлячись її збудниками [12, 24, 25].

У дослідженнях А. Г. Щуковської та ін. [26], які вони проводили в умовах клімокамери за температури 5 °С, такі види мікогельмінтів як *A. avenae*, *Paraphelenchus tritici* та *A. saprophilus* за 60 діб знищили міцелій збудника «снігової плісняви» *Microdochium nivale*, при цьому їх чисельність зросла в 5,5–14,7 раза порівняно з початковою. Було також відзначено, що за цієї температури найінтенсивніше живився та розмножувався *A. saprophilus*. Цей мікофаг повністю знищив міцелій *M. nivale* протягом 60 діб, а щільність його популяції була в 1,5–2 рази вищою, ніж в *A. avenae* і *P. tritici*, які за цей же період зруйнували 75–90% міцелію гриба. Результати цих лабораторних досліджень підтвердилися і в польових умовах – *A. saprophilus* зменшив кількість уражених хворобою рослин озимої пшениці на 80,5 %, тоді як ефективність видів *A. avenae* і *P. tritici* проти *M. nivale* становила 70,5 та 60,5 % відповідно.

Виявилось, що такі види ектопаразитичних мікогельмінтів як *D. myceliophagus*, *Ditylenchus destructor* та *Neotylechus linfordi* є антогоністами по відношенню до грибів *B. cinerea*, *Chaetomiuni indicum* та *P. terrestris* відповідно [1, 4, 27].

Однак є результати досліджень, які доводять, що мікогельмінти не завжди сприяють скороченню чисельності патогенних грибів у ґрунті. Так, у дослідах, проведених в Узбекистані [28], мікофаг *A. avenae* не пригнічував розвиток збудників фузаріозного і вертицильозного вілту в посівах бавовника. При цьому симптоми хвороби проявлялися раніше, а кількість уражених нею рослин була більшою. Науковці припустили, що нематоди могли житися не тільки міцелієм паразитичних видів грибів, а й мікоризними грибами, які також присутні на коренях рослин, і таким чином побічно підвищували сприйнятливість бавовнику до ураження його вілтом. Такі досить неочікувані результати досліджень порушили ще одну дуже важливу і складну фітопатологічну проблему щодо ролі мікогельмінтів у руйнуванні міцелію корисних для рослин мікоризних грибів. Тому дослідження в цьому напрямі виявилися не тільки вельми цікавими, а й актуальними з огляду на негативний вплив цього процесу на продуктивність сільсько-господарських культур.

Наразі відомо, що майже 70 % однодольних і 80–90 % дводольних рослин на Землі нездатні повноцінно жити й розвиватися без мікоризи. Вступаючи в симбіотичний зв'язок із корінням рослин, ці гриби отримують від них вуглеводи, амінокислоти і фітогормони, а натомість забезпечують рослини водою, мінеральними солями, вітамінами, ферментами, біостимуляторами й іншими активними речовинами, а ще дефіцитними фосфором, кальцієм і калієм [29]. Крім того, деякі дослідники вважають, що мікориза також виконує функцію фізичного і біохімічного бар'єра, який захищає ніжні тканини сисних коренів від паразитування на них фітопатогенних грибів [10, 11, 30]. Однак, як доводять дослідження [31], цей захист можуть легко зруйнувати нематоди-мікофаги з родів *Aphelenchus*, *Paraphelenchus*, *Aphelenchoides*, *Ditylenchus*, *Deladenus* й ін., чисельність яких у ризосфері мікотрофних рослин є дуже високою. Адже, живлячись міцелієм мікоризних грибів, вони не тільки безпосередньо перешкоджають або послаблюють утворення мікоризи як абсорбуючої структури кореневої системи, а й сприяють її руйнуванню іншими ґрунтовими мікроорганізмами [6, 32]. Зокрема виявлено, що нематода *A. avenae*, живлячись міцелієм мікоризних грибів на корінцях бавовника, позбавляла їхні ніжні тканини цього природного захисту. Це сприяло проникненню в «оголену» кореневу систему рослин таких патогенних видів грибів як *Pythium* spp. і *Phytophthora* spp., які згодом поширилися всередині уражених клітин та спричинили розвиток захворювань. Цікавим є те, що ці види грибів не вважаються основним джерелом живлення для мікогельмінтів, проте саме завдяки останнім вони змогли потрапити в оптимальні умови для свого існування [33].

За докладнішого вивчення впливу *A. avenae* на взаємовідносини між бавовником і грибами, які утворюють мікоризу, *Gigaspora margarita* або *Glomus etunicatus*, було встановлено, що інвазійне навантаження понад 10 тис. нематод на посудину майже вдвічі знижувало стимулюючий вплив цих грибів на ріст і розвиток рослин. Крім того виявилось, що афеленхи розмножувалися краще,

якщо були внесені через три тижні після гриба *G. margarita*, ніж за одночасної інокуляції [33]. Аналогічні результати були отримані й на рослинах сої – у разі одночасного додавання в ґрунт гриба *Glomus* sp. та мікогельмінта *A. avenae* ріст їхніх пагонів й коренів суттєво знижувався. Також мікогельмінти негативно впливали на споруляцію гриба [34].

Сьогодні відомо, що нематоди *A. avenae* можуть живитися і розмножуватися на 7 видах грибів, які утворюють мікоризу на коренях дерев: *Amantia rubescens*, *Cenococcus granifortie*, *Rhizopogon roseolus*, *Russula emetica*, *Stilus granulatus*, *S. lutens* та *S. punctipes* [4, 10].

Наведені результати досліджень нашої команди вчених на думку щодо можливості використання мікогельмінтів як біоагентів, які б зменшували шкідливість паразитичних видів грибів у ґрунті. Цей біологічний напрям захисту рослин від різних хвороб виявився досить перспективним для галузі сільського господарства і його почали розвивати та вдосконалювати в різних країнах світу. Адже результати випробувань засвідчили не тільки високу ефективність нематод-мікофагів проти грибної інфекції, а й екологічну чистоту цього методу захисту. Зокрема, був проведений дослід із сумісного застосування мікогельмінтів *A. composticola* і гриба *T. harzianum* проти фітопатогенного гриба *B. cinerea* в посівах салата латук. Так, у ґрунті, зараженому тільки *B. cinerea*, загинуло 16 % рослин, а в ґрунті, де був присутній паразитичний гриб і були внесені нематоди та спори *T. harzianum* – лише 8,3 % [35].

Аналогічні результати досліджень отримали Jun та Kim [36], які для захисту редьки від збудника хвороби «чорна ніжка» *Pythium* spp. використовували нематоди *A. avenae* і гриби-антагоністи роду *Trichoderma* – *T. virens*, *T. harzianum* та *T. koningii*. Найбільшу ефективність проти *Pythium* spp. було встановлено у варіанті з поєднанням мікогельмінтів та гриба *T. harzianum*. А комбінації *A. avenae* з такими видами грибів як *T. virens* або *T. koningii* за ефективністю не відрізнялися від варіантів, де нематоди або гриби-антагоністи застосовувалися поодиночі. Цей же вид мікогельмінта застосовували Peng і Estey [37] у боротьбі з грибом *Pythium ultimum* у посівах гороху. Було визначено, що за одночасного внесення у ґрунт від 50 до 100 тис. нематод *A. avenae* та *P. ultimum* кількість здорових рослин гороху становила від 46 до 73%, тоді як у зараженому тільки грибом ґрунті цей показник не перевищував 13 %.

Дещо інші результати досліджень були отримані науковцями у Франції. Зокрема, вони використовували такі види мікогельмінтів як *A. avenae* і *A. composticola* для захисту насіння сільськогосподарських культур проти трьох видів грибів *P. ultima*, *B. cinerea* і *R. solani*. Було встановлено, що міцелій гриба *R. solani* знищували обидва види нематод, *B. cinerea* – тільки *A. composticola*, а на розвиток гриба *P. ultima* ці види мікогельмінтів взагалі не впливали [38].

Barnes та ін. [39] досліджували *A. avenae* як біоагента проти грибів *R. solani* і *F. solani*, що викликають кореневі гнилі на люцерні. Вчені добавляли в горщик з ґрунтом, який попередньо був інфікований ізолятами грибів, від 0,25 до 1 млн особин нематод. Через три тижні з'ясувалося, що розсада люцерни, яка росла в горщиках інвазованих нематодами, була здорова, а рослини, які були висіяні в горщики тільки із зараженим грибами ґрунтом, були слабкими, хлоротичними з некротичними плямами на корінні.

Високу ефективність мікогельмінта *A. avenae* проти гриба *R. solani* AG-4, який уражує рослини огірка, зафіксували в досліді Ishibashi та Choi [40]. Однак, науковці відзначили, що цей показник залежав від температури та чисельності внесених нематод. Зокрема, афеленхи зменшували ураження рослин огірка грибом *R. solani* AG-4 на 67 %, якщо їх вносили влітку за температури 26–33 °C у кількості 1×10^5 нематод на 500 см³ ґрунту та на 87 % – восени за температури 18–23 °C у кількості 5×10^5 нематод на 500 см³ ґрунту [40].

У Росії розроблено технологію виробництва препарату Мікогельм на основі нематод *A. saprophilus* проти «снігової плісняви» в посівах озимої пшениці. Застосування цього біологічного препарату в нормі 100 тис. екземлярів нематод (± 20) на 1 м² сприяло зниженню ураженості рослин пшениці цією хворобою в 3,3 раза – з 58,8 % (контроль) до 17,7 % та підвищенню продуктивності культури в 1,4 раза – 359,7 г/м² проти 256,4 г/м² на варіанті без внесення мікогельмінтів [41–43].

Висновки

Отримані результати досліджень свідчать про те, що нематоди-мікофаги можуть відігравати провідну роль у захисті рослин від паразитичних видів грибів. У 80-х рр. XX ст. у Франції (Антиба) було створено банк різних видів мікогельмінтів, де ведеться активний пошук відповідних популяцій для ефективного їх використання в біологічній боротьбі з фітопатогенними грибами. Однак, як з'ясували науковці, за застосування нематод як біоагентів проти збудників хвороб рослин виникають певні складнощі – мікогельмінти не живляться спорами та хламідоспорами, тобто не перешкоджають розмноженню грибів [38]. Крім того, ефективність їх використання

залежить від кількості особин, яку вносять у ґрунт, видової приналежності як патогенного гриба, так і гриба-антагоніста, а також від численних біотичних та абіотичних чинників. Тому розроблення та впровадження методів захисту культур за допомогою мікогельмінтів вимагає від учених комплексного підходу до вивчення механізмів взаємодії між всіма біологічними організмами, які беруть участь у патогенезі тієї чи іншої хвороби, та максимально враховувати чинники, від яких також залежить практичний успіх проведених досліджень.

Використана література

1. Парамонов А. А. Основы фитогельминтологии. Москва : Из-во АН СССР, 1962. Т. 1. 480 с.
2. Деккер Х. Нематоды растений и борьба с ними. Москва : Колос, 1972. 444 с.
3. Прикладная нематология / под ред. С. В. Зиновьевой, В. Н. Чижова. Москва : Наука, 2006. 350 с.
4. Кирьянова Е. С., Кралль Э. Л. Паразитические нематоды растений и меры борьбы с ними. Ленинград : Наука, 1969. Т. 2. 522 с.
5. Meyl A. H. Die freilebenden Erd- und Süßwassernematoden (Fadenwürmer). *Die Tierwelt Mitteleuropas*. Leipzig, Germany : Quelle & Meyer, 1961. 164 p.
6. Mankau R., Mankau S. K. The role of mycophagous nematodes in the soil. The relationships of *Aphelenchus avenae* to phytopathogenic soil fungi. *Soil organisms* / J. Doeksen, J. van der Drift (eds). The Netherlands : North-Holland Publ. Co., 1963. P. 271–280.
7. Курт Л. А., Шестеперов А. А. Взаимоотношения фитонематод с грибами и их роль в патогенезе растений. *Сельское хозяйство за рубежом*. 1983. № 7. С. 27–32.
8. Курт Л. А., Шестеперов А. А., Кирюхина Р. И. Комплексное поражение сельскохозяйственных растений нематодами и грибами, меры борьбы. Москва : ВНИИТЭИСХ, 1986. 48 с.
9. Кулинич О. А. Роль нематод в проявлении фузариоза растений. *Таксономия и биология фитогельминтов*. Москва : Наука, 1984. С. 115–125.
10. Sutherland J. R., Fortin J. A. Effect of the nematode *Aphelenchus avenae* on some ectotrophic, mycorrhizal fungi and on a Red Pine mycorrhizal relationship. *Phytopathology*. 1968. Vol. 58, Iss. 4. P. 519–523.
11. Riffle J. W. Effect of an *Aphelenchoides* species on the growth of a mycorrhizal and a pseudomycorrhizal fungus. *Phytopathology*. 1967. Vol. 57, Iss. 5. P. 541–544.
12. Балахнина В. П. Влияние *Aphelenchus avenae*, *Aphelenchoides saprophilus* на поражение пшеницы *Fusarium culmorum*. *Принципы и методы изучения взаимоотношений между паразитическими нематодами и растениями*. Тарту : АН ЭССР, 1979. С. 144–148.
13. Кулинич О. А. *Aphelenchus avenae* Bastian, 1865 в проявлении фузариоза семян сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.). *Бюллетень ВИГИС*. 1985. Вып. 41. С. 33–37.
14. Кулинич О. А. Взаимоотношения микогельминта *Aphelenchus avenae* с фитопатогенными грибами рода *Fusarium* на семенах сосны обыкновенной. *Бюллетень ВИГИС*. 1986. Вып. 45. С. 94–96.
15. Rhoades H. L., Linford M. B. Control of *Pythium* root rot by the nematode *Aphelenchus avenae*. *Plant Dis. Reprtr*. 1959. Vol. 43, Iss. 3. P. 323–328.
16. Hasna M. K., Lagerlöf J., Rämert B. Effects of fungivorous nematodes on corky root disease of tomato grown in compost-amended soil. *Acta Agr. Scand. B-S. P.* 2008. Vol. 58, Iss. 2. P. 145–153. doi: 10.1080/09064710701412767
17. Klink J. W. Effect of population density of *Aphelenchus avenae* on the development of root rots on bean and pea. *Nematologica*. 1966. Vol. 12, Iss. 1. P. 94.
18. Lagerlöf J., Insunza V., Lundegardh B., Rämert B. Interaction between a fungal plant disease, fungivorous nematodes and compost suppressiveness. *Acta Agr. Scand. B-S. P.* 2011. Vol. 61, Iss. 4. P. 372–377. doi: 10.1080/09064710.2010.488655
19. Cayrol J. C., Dubos B., Guillaumin J. J. Étude préliminaire in vitro de l'agressivité de quelques nematodes vis-à-vis de *Trichoderma viride* Pers., *T. polysporum* (Link ex Pers.) Rifui et *Armillariella mellea* (Wahl.) Harst. *Ann. Phytopathol.* 1978. Vol. 10, Iss. 2. P. 177–185.
20. Taher I., Ami S., Haleem R., Shareef B. First record of mycetophagous nematode *Aphelenchus avenae* in Iraq with description and testing their propagation on different fungus culture. *Bull. Iraq Nat. Hist. Mus.* 2017. Vol. 14, Iss. 3. P. 251–259. doi: 10.26842/binhm.7.2017.14.3.0251
21. Hasna M. K., Insunza V., Lagerlöf J., Rämert B. Food attraction and population growth of fungivorous nematodes with different fungi. *Ann. Appl. Biol.* 2007. Vol. 151. P. 175–182. doi: 10.1111/j.1744-7348.2007.00163.x
22. Cayrol J. C. Utilisation en lutte biologique des relations nematodes-champignons. *Bull. tech. inf. – Minist. agric.* 1979. Vol. 337. P. 115–123.
23. Rössner J., Urland K. Mycophage Nematoden der Gattung *Aphelenchoides* an der Halmbasis von Getreidepflanzen und ihre Wirkung gegen Fusskrankheitserreger von Getreide. *Nematologica*. 1983. Vol. 29, Iss. 4. S. 454–462. doi: 10.1163/187529283X00320

24. Балахнина В. П. Взаимоотношение *Aphelenchoides saprophilus* с некоторыми возбудителями фузариоза озимой и яровой пшеницы. *Бюллетень ВИГИС*. 1975. Вып. 15. С. 15–23.
25. Балахнина В. П. Зависимость сезонной динамики *Aphelenchoides saprophilus* (Franklin, 1957) от фузариозного поражения озимой пшеницы. *Принципы и методы почвенных и фитопаразитических нематод как компонента биогеоценоза* : тезисы совещ. (Петрозаводск, 16–19 июля 1980 г.). Петрозаводск, 1980. С. 6–8.
26. Щуковская А. Г., Ткаченко О. Б., Шестеперов А. А. Размножение микогельминтов *Aphelenchus avenae*, *Aphelenchoides saprophilus*, *Paraphelenchus tritici* на мицелии гриба *Microdochium nivale*, возбудителя розовой снежной плесени озимой пшеницы. *Материалы 10-го Международного нематологического симпозиума* (Голицыно – Большие Вязёмы, 1–5 июля 2013 г.). Большие Вязёмы, 2013. С. 83–85.
27. Турлыгина Е. С. Взаимоотношение нематод рода *Ditylenchus* с почвенными организмами. *Нематоды растений и почвы: Род Дитиленхус*. Москва : Наука, 1982. С. 140–146.
28. Судакова И. М. Культивирование нематод и изучение их роли в заболевании хлопчатника вилтом. *Принципы и методы изучения взаимоотношений между паразитическими нематодами и растениями*. Тарту : АН ЭССР, 1979. С. 137–143.
29. Smith S. E., Read D. J. Mycorrhizal Symbiosis. 3rd ed. London : Academic Press, 2008. 800 p.
30. Dehne H. Interaction between vesicular-arbuscular mycorrhiza fungi and plant pathogens. *Phytopathology*. 1982. Vol. 72, Iss. 8. P. 1115–1119.
31. Губина В. Г. Нематоды хвойных пород. Москва : Наука, 1980. 183 с.
32. Hussey R., Roncadori R. Interaction of *Pratylenchus brachyurus* and an endomycorrhizal fungus on cotton. *J. Nematol.* 1977. Vol. 9, Iss. 4. P. 270–271.
33. Hussey R., Roncadori R. Influence of *Aphelenchus avenae* on vesicular – arbuscular endomycorrhizal growth response in cotton. *J. Nematol.* 1981. Vol. 13, Iss. 11. P. 350–336.
34. Salawu E., Estey K. Observations on the relationships between a vesicular-arbuscular fungus, a fungivorous nematode and the growth of soybeans. *Phytoprotection*. 1979. Vol. 60, Iss. 2. P. 99–102.
35. Combettes S. Utilisation des relations nematodes mycophages–*Trichoderma* dans la lutte contre les champignons phytopathogenes. *Colloq. INRA*. 1983. Iss. 18. P. 199–209.
36. Jun O-K., Kim Y-H. *Aphelenchus avenae* and Antagonistic Fungi as Biological Control Agents of *Pythium* spp. *Plant Path. J.* 2004. Vol. 20, Iss. 4. P. 271–276. doi: 10.5423/PPJ.2004.20.4.271
37. Peng H. C., Estey R. H. Control of the damping-off disease of pea by *Aphelenchus avenae*. *Ind. J. Nematol.* 1985. Vol. 15, Iss. 1. P. 1–4.
38. Cayrol J. C. Utilizzazione nella lotta biologica dei rapporti nematodi-fungi. *Inform. Fitopatol.* 1980. Vol. 30, Iss. 5. P. 23–30.
39. Barnes G. L., Rusell C. C., Foster W. D., McNew R. W. *Aphelenchus avenae*, a Potential Biological Control Agent for Root Fungi. *Plant Disease*. 1981. Vol. 65. P. 423–424.
40. Ishibashi N., Choi D. R. Biological Control of Soil Pests by Mixed Application of Entomopathogenic and Fungivorous Nematodes. *J. Nematol.* 1991. Vol. 23, Iss. 2. P. 175–181.
41. Щуковская А. Г., Ткаченко О. Б., Шестеперов А. А. Возможность использования нематод-микогельминтов в снижении поражения озимой пшеницы розовой снежной плесени (возб. гриб *Microdochium nivale* (Fr.) Samuels & I.C. Hallett). *Защита и карантин растений*. 2013. № 11. С. 24–26.
42. Щуковская А. Г., Ткаченко О. Б., Шестеперов А. А. Применение микогельминта *Aphelenchoides saprophilus* для уменьшения степени поражения розовой снежной плесенью *Microdochium nivale* (Fr.) Samuels & I.C. Hallett). *Российский паразитологический журнал*. 2014. № 2. С. 114–120.
43. Щуковская А. Г., Ткаченко О. Б., Упилник В. П. и др. Способ биозащиты озимой пшеницы от розовой снежной плесени (возб. гриб *Microdochium nivale* (Fr.) Samuels & I.C. Hallett). *Инновационные технологии применения биологических средств защиты растений в производстве органической сельскохозяйственной продукции* : матер. Междунар. науч.-практ. конференции (г. Краснодар, 16–18 сентября 2014 г.). Краснодар, 2014. Вып. 8. С. 306.

References

1. Paramonov, A. A. (1962). *Osnovy fitogel'mintologii* [Basic phytohelminthology]. (Vol. 1). Moscow: Iz-vo AN SSSR. [in Russian]
2. Dekker, Kh. (1972). *Nematody rasteniy i borba s nimi* [Plants nematodes and their control]. Moscow: Kolos. [in Russian]
3. Zinoveva, S. V., & Chizhova, V. N. (Eds.). (2006). *Prikladnaya nematologiya* [Applied nematology]. Moscow: Nauka. [in Russian]
4. Kiryanova, E. S., & Krall, E. L. (1969). *Paraziticheskie nematody rasteniy i mery borby s nimi* [Parasitic plant nematodes and their control]. (Vol. 2). Leningrad: Nauka. [in Russian]

5. Meyl, A. H. (1961). Die freilebenden Erd- und Süsswassernematoden (Fadenwürmer). *Die Tierwelt Mitteleuropas*. Leipzig, Germany: Quelle & Meyer.
6. Mankau, R., & Mankau, S. (1963). The role of mycophagous nematodes in the soil. The relationships of *Aphelenchus avenae* to phytopathogenic soil fungi. In Doeksen J., & J. van der Drift (Eds.), *Soil organism* (pp. 271–280). The Netherlands: North-Holland Publ. Co.
7. Kurt, L. A., & Shesteporov, A. A. (1983). Relationships of plant nematodes with fungi and their role in the pathogenesis of plants. *Selskoe khoziaistvo za rubezhom* [Agriculture abroad], 7, 27–32. [in Russian]
8. Kurt, L. A., Shesteporov, A. A., & Kiryukhina, R. I. (1986). *Kompleksnoye porazheniye selskokhozyaystvennykh rasteniy nematodami i gribami, mery borby* [Complex damage to agricultural plants by nematodes and fungi, control measures]. Moscow: VNIITEICH. [in Russian]
9. Kulinich, O. A. (1984). The role of nematodes in the manifestation of plant *Fusarium*. In *Taksonomyia i byolohyia fitohelmyntov* [Taxonomy and biology of phytohelminths] (pp. 115–125). Moscow: Nauka. [in Russian]
10. Sutherland, J. R., & Fortin, J. A. (1968) Effect of the nematode *Aphelenchus avenae* on some ectotrophic, mycorrhizal fungi and on a Red Pine mycorrhizal relationship. *Phytopathology*, 58(4), 519–523.
11. Riffle, J. W. (1967). Effect of an *Aphelenchoides* species on the growth of a mycorrhizal and a pseudomycorrhizal fungus. *Phytopathology*, 57(5), 541–544.
12. Balakhnina, V. P. (1979). Effect of *Aphelenchus avenae*, *Aphelenchoides saprophilus* on the damage by wheat *Fusarium culmorum*. In *Printsipy i metody yzucheniya vzaymootnosheniya mezhdu parazytycheskymi nematodami i rastenyami* [Principles and methods for studying the relationship between parasitic nematodes and plants] (pp. 144–148). Tartu: AN ESSR. [in Russian]
13. Kulinich, O. A. (1985). *Aphelenchus avenae* Bastian, 1865 in the manifestation of *Fusarium* pine seedlings (*Pinus sylvestris* L.). *Biulleten Vserossiyskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta gel'mintologii imeni K. I. Skryabina* [Bulletin of All-Russian K. I. Skryabin Scientific Research Institute of Helminthology], 41, 33–37. [in Russian]
14. Kulinich, O. A. (1986). Mycohelminth *Aphelenchus avenae* interrelations with phytopathogenic fungi of the genus *Fusarium* on common pine seedlings. *Biulleten Vserossiyskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta gel'mintologii imeni K. I. Skryabina* [Bulletin of All-Russian K. I. Skryabin Scientific Research Institute of Helminthology], 45, 94–96. [in Russian]
15. Rhoades, H. L., & Linford, M. B. (1959). Control of *Pythium* root rot by the nematode *Aphelenchus avenae*. *Plant Dis. Repr.*, 43(3), 323–328. doi: 10.1080/09064710701412767
16. Hasna, M. K., Lagerlöf, J., & Rämert, B. (2008). Effects of fungivorous nematodes on corky root disease of tomato grown in compost-amended soil. *Acta Agr. Scand. B-S. P.*, 58(2), 145–153.
17. Klink, J. W. (1966). Effect of population density of *Aphelenchus avenae* on the development of root rots on bean and pea. *Nematologica*, 12(1), 94.
18. Lagerlöf, J., Insunza, V., Lundegardh, B., & Rämert, B. (2011). Interaction between a fungal plant disease, fungivorous nematodes and compost suppressiveness. *Acta Agr. Scand. B-S. P.*, 61(4), 372–377.
19. Cayrol, J. C., Dubos, B., & Guillaumin J. J. (1978). Étude préliminaire in vitro de l'agressivité de quelques nematodes vis-à-vis de *Trichoderma viride* Pers., *T. polysporum* (Link ex Pers.) Rifui et *Armillariella mellea* (Wahl.) Harst. *Ann. Phytopathol.*, 10(2), 177–185.
20. Taher, I., Ami, S., Haleem, R., & Shareef, B. (2017). First record of mycetophagous nematode *Aphelenchus avenae* in Iraq with description and testing their propagation on different fungus culture. *Bull. Iraq nat. Hist. Mus.*, 14(3), 251–259. doi: 10.26842/binhm.7.2017.14.3.0251.
21. Hasna, M. K., Insunza, V., Lagerlöf, J., & Rämert, B. (2007). Food attraction and population growth of fungivorous nematodes with different fungi. *Ann. Appl. Biol.*, 151, 175–182.
22. Cayrol, J. C. (1979). Utilisation en lutte biologique des relations nematodes-champignons. *Bull. tech. inf. – Minist. agric.*, 337, 115–123.
23. Rössner, J., & Umland, K. (1983). Mycophage Nematoden der Gattung *Aphelenchoides* an der Halmbasis von Getreidepflanzen und ihre Wirkung gegen Fusskrankheitserreger von Getreide. *Nematologica*, 29(4), 454–462. doi: 10.1163/187529283X00320
24. Balakhnina, V. P. (1975). *Aphelenchoides saprophilus* relationship with some causative agents of winter and spring wheat *Fusarium*. *Biulleten Vserossiyskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta gel'mintologii imeni K. I. Skryabina* [Bulletin of All-Russian K. I. Skryabin Scientific Research Institute of Helminthology], 15, 15–23. [in Russian]
25. Balakhnina, V. P. (1980). Dependence of the seasonal dynamics of *Aphelenchoides saprophilus* (Franklin, 1957) on the fusarium damage of winter wheat. In *Printsipy i metody pochvennykh i fitoparaziticheskikh nematod kak komponenta biogeotsenoza: tezisy soveshchaniy* [Principles and methods of soil and phytoparasitic nematodes as a component of biogeocenosis: theses of meetings] (pp. 6–8). Petrozavodsk. [in Russian]
26. Shchukovskaya, A. G., Tkachenko, O. B., & Shesteporov, A. A. (2013). Reproduction of mycohelminths *Aphelenchus avenae*, *Aphelenchoides saprophilus*, *Paraphelenchus tritici* on the mycelium of the fungus *Microdochium*

nivale, the causative agent of pink snow mold of winter wheat. In *Materialy 10-go Mezhdunarodnogo nematologicheskogo simpoziuma* [Materials of the 10th Intern. of the nematological symposium] (pp. 83–85). July 1–5, 2013, Golitsyno – Bol'shie Vyazemy, Russia. [in Russian]

27. Turlygina, E. S. (1982). The relationship between nematodes of the genus *Ditylenchus* with soil organisms. In *Nematody rastenyi i pochvy: Rod Ditylenkhys* [Nematodes of plants and soil of the genus *Ditylenchus*] (pp. 140–146). Moscow: Nauka. [in Russian]

28. Sudakova, I. M. (1979). Cultivation of nematodes and the study of their role in the disease of cotton wilt. In *Pryntsypy i metody yzucheniya vzaymootnosheniya mezhdu parazytycheskymy nematodamy i rastenyamy* [Principles and methods for studying the relationship between parasitic nematodes and plants] (pp. 137–143). Tartu: AN ESSR. [in Russian]

29. Smith, S. E., & Read, D. J. (2008). *Mycorrhizal Symbiosis*. (3rd ed.). London: Academic Press.

30. Dehne, H. (1982). Interaction between vesicular-arbuscular mycorrhiza fungi and plant pathogens. *Phytopathology*, 72(8), 1115–1119.

31. Hubyna, V. H. (1980). *Nematody khvoynykh porod* [Nematodes softwood]. Moscow: Nauka. [in Russian]

32. Hussey, R., & Roncadori, R. (1977). Interaction of *Pratylenchus brachyurus* and an endomycorrhizal fungus on cotton. *J. Nematol.*, 9(4), 270–271.

33. Hussey, R., & Roncadori, R. (1981). Influence of *Aphelenchus avenae* on vesicular–arbuscular endomycorrhizal growth response in cotton. *J. Nematol.*, 13(11), 350–336.

34. Salawu, E., & Estey, K. (1979). Observations on the relationships between a vesicular–arbuscular fungus, a fungivorous nematode and the growth of soybeans. *Phytoprotection*, 60(2), 99–102.

35. Combettes, S. (1983). Utilisation des relations nematodes mycophages–*Trichoderma* dans la lutte contre les champignons phytopathogenes. *Colloq. INRA*, 18, 199–209.

36. Jun, O-K., & Kim Y-H. (2004). *Aphelenchus avenae* and Antagonistic Fungi as Biological Control Agents of *Pythium* spp. *Plant Path. J.*, 20(4), 271–276. doi: 10.5423/PPJ.2004.20.4.271

37. Peng, H. C., & Estey, R. H. (1985). Control of the damping-off disease of pea by *Aphelenchus avenae*. *Ind. J. Nematol.*, 15(1), 1–4.

38. Cayrol, J. C. (1980). Utilizzazione nella lotta biologica dei rapporti nematodi–funghi. *Inform. Fitopatol.*, 30(5), 23–30.

39. Barnes, G. L., Rusell, C. C., Foster, W. D., & McNew, R. W. (1981). *Aphelenchus avenae*, a Potential Biological Control Agent for Root Fungi. *Plant Disease*, 65, 423–424.

40. Ishibashi, N., & Choi, D. R. (1991). Biological Control of Soil Pests by Mixed Application of Entomopathogenic and Fungivorous Nematodes. *J. Nematol.*, 23(2), 175–181.

41. Shchukovskaya, A. G., Tkachenko, O. B., & Shesteporov, A. A. (2013). The possibility of using mycohelminth nematodes in reducing the damage of winter wheat of pink snow mold (fungus *Microdochium nivale* (Fr.) Samuels & I.C. Hallett). *Zashita i karantin rastenij* [Plant Protection and Quarantine], 11, 24–26. [in Russian]

42. Shchukovskaya, A. G., Tkachenko, O. B., & Shesteporov, A. A. (2014). Methods of use of mycohelminth *Aphelenchoides saprophillus* for decrease of degree of damage on winter wheat infected with pink snow mold (*Fungus microdochium* (*Fusarium*) *Nivale* (Fr.) Samuels & I.C. Hallett). *Russian Journal of Parasitology*, 2, 114–120. [in Russian]

43. Schukovskaya, A. G., Tkachenko, O. B., Upilniek, V. P., Kuzmina, N. P., & Shesteporov, A. A. (2014). A method of bioprotection of winter wheat from pink snow mold (*Microdochium nivale* (Fr.) Samuels & I.C. Hallett). In *Innovatsionnyye tekhnologii primeneniya biologicheskikh sredstv zashchity rasteniy v proizvodstve organicheskoy sel'skokhozyaystvennoy produktsii: mater. Mezhdunar. nauch.-prakt. konf.* [Innovative technologies for the use of biological plant protection products in the production of organic agricultural products: Proc. International scientific-practical conf.] (Vol. 8, p. 306). Sept. 16–18, 2014, Krasnodar, Russia. [in Russian]

УДК 632.651 : 632.4 : 631.466.1 : 632.931

Калатур Е. А.¹, Пилипенко Л. А.² Взаимоотношения между микогельминтами и грибами и их использование в защите растений от болезней (обзор) // Новітні агротехнології. 2018. № 6. URL: <http://jna.bio.gov.ua/article/view/165242>.

¹Институт биоэнергетических культур и сахарной свеклы НААН Украины, ул. Клиническая, 25, г. Киев, Украина, 03110, e-mail: kcalatur@meta.ua

²Національна академія аграрних наук України, ул. Омеляновича-Павленко, 9, г. Киев, 02000, Украина, e-mail: liliya.pylypenko@gmail.com

Цель. Проанализировать отечественные и зарубежные научные источники по влиянию микогельминтов на видовой состав и численность фитопатогенных видов грибов и грибов, которые образуют микоризу, а также возможность их использования в биологической защите растений от болезней. **Результаты.** Микогельминты, или типичные микофаги, к которым относятся виды из семейств Aphelenchidae,

Aphelenchoididae, Tylenchidae и Neotylenchidae, могут как положительно, так и отрицательно влиять на видовой состав и численность грибной флоры в ризосфере растений. В частности, такие виды нематод как *Aphelenchus avenae*, *Aphelenchoides composticola*, *Aphelenchoides saprophilus*, *Aphelenchoides hamatus*, *Ditylenchus myceliophagus* и др., питаются питательными веществами, которые они высасывают из мицелия фитопатогенных грибов (*Rhizoctonia solani*, *Botrytis cinerea*, различные виды *Fusarium*, *Verticillium*, *Pyrenochaeta*, *Pythium arrhemomanes*, *Armillaria mellea*, *Microdochium nivale*, *Mortierella hyanina* и др.), способствуют уменьшению их вредоносности в посевах различных сельскохозяйственных культур. Однако, отмечено, что микогельминты могут также питаться мицелием микоризных грибов и таким образом косвенно повышать восприимчивость растений к поражению возбудителями болезней. Проводятся исследования по использованию микогельминтов как биоагентов против фитопатогенных видов грибов. **Выводы.** Микогельминты могут играть ведущую роль в защите растений от паразитических видов грибов. Однако эффективность их использования зависит от количества особей, которую вносят в почву, видовой принадлежности как патогенного гриба, так и гриба-антагониста, а также от многочисленных биотических и абиотических факторов. Поэтому разработка и внедрение методов защиты культур с помощью микогельминтов требует от ученых комплексного подхода к изучению механизмов взаимодействия между всеми биологическими организмами, которые участвуют в патогенезе той или иной болезни, и максимально учитывать факторы, от которых также зависит практический успех проведенных исследований.

Ключевые слова: микогельминты; паразитические виды грибов; микориза; болезни растений; защита растений.

UDC 632.651 : 632.4 : 631.466.1 : 632.931

Kalatur, K. A.¹ & Pylypenko, L. A.² (2018). Relationship between mycohelminths and fungi and their use in plant disease control (review). *Novitni agrotehnologii* [Advanced agritechnologies], 6. Retrieved from <http://jna.bio.gov.ua/article/view/165242>. [in Ukrainian]

¹*Institute of Bioenergy Crops and Sugar Beet, NAAS of Ukraine, 25 Klinikna St., Kyiv, 03110, Ukraine, e-mail: kkalatur@meta.ua*

²*National Academy of Agricultural Sciences of Ukraine, 9 Omelianovycha-Pavlenka St., Kyiv, 02000, Ukraine, e-mail: liliya.pylypenko@gmail.com*

Purpose. To analyze domestic and foreign scientific sources concerning the influence of mycohelminths on the species composition and number of phytopathogenic species of fungi and fungi that form mycorrhiza, as well as the possibility of their use in the biological protection of plants from diseases. **Results.** Mycohelminths, or typical mycophagous, which include species from the families Aphelenchidae, Aphelenchoididae, Tylenchidae and Neotylenchidae, can both positively and negatively affect the species composition and the number of mushroom flora in the rhizosphere of plants. In particular, such species of nematodes as *Aphelenchus avenae*, *Aphelenchoides composticola*, *Aphelenchoides saprophilus*, *Aphelenchoides hamatus*, *Ditylenchus myceliophagus*, etc., are feed on the nutrients they are sucking with the mycelium of phytopathogenic fungi (*Rhizoctonia solani*, *Botrytis cinerea*, various species of *Fusarium*, *Verticillium*, *Pyrenochaeta*, *Pythium arrhemomanes*, *Armillaria mellea*, *Microdochium nivale*, *Mortierella hyanina*, etc.) contribute to reducing their harmfulness in crops of different crops. However, it is noted that mycohelminths can also feed on mycelium mycorrhizal fungi and thus indirectly increase the susceptibility of plants to the damage of pathogens. Currently studies are being carried out on the possibility of using mycohelminths as bioagents against phytopathogenic fungal species. **Conclusions.** Mycohelminths can play a leading role in protecting plants from parasitic species of fungi. However, the efficiency of their use depends on the number of individuals that are introduced into the soil, species of pathogenic fungus and antifungal fungus, as well as numerous biotic and abiotic factors. Therefore, the development and implementation of methods for protecting crops with the help of mycohelminths requires from the scientists an integrated approach to studying the mechanisms of interaction between all biological organisms involved in the pathogenesis of a disease and to take into account as far as possible the factors on which the practical success of the research also depends.

Keywords: mycohelminths; parasitic species of mushrooms; mycorrhiza; plant diseases; plant protection.

Надійшла / Received 20.09.2018
Погоджено до друку / Accepted 17.10.2018