

О.В. Андрющенко, І.В. Страшнова

Одеський національний університет імені І. І. Мечникова,
вул. Дворянська, 2, Одеса, 65082, Україна,
тел.: +38(096)229 22 91, e-mail: andriuschenko2016@gmail.com

ХАРАКТЕРИСТИКА ПРЕДСТАВНИКІВ РОДУ *FUSARIUM*, ЩО ВИКЛИКАЮТЬ ЗАХВОРЮВАННЯ ЗЕРНОВИХ КУЛЬТУР

Охарактеризовано біологічні особливості, патогенез, методи виявлення, ідентифікації та контролю грибів роду *Fusarium*, що здатні викликати захворювання у рослин різних видів, зокрема ячменю та пшениці. Наведено інформацію про основні мікотоксини, що синтезують фузарії, а також способи зниження їх концентрації в ураженому зерні. Наголошено на необхідності розробки та впровадження біотехнологічних методів контролю збудників фузаріозу.

Ключові слова: *Fusarium*, мікотоксини, біологічні методи контролю, захворювання зернових.

Інтенсифікація агротехнологічних процесів та пошук шляхів для підвищення рентабельності вирощування сільськогосподарських культур збільшує антропогенне навантаження на ґрунти, це призводить до збіднення мікробіому орного шару, що проявляється у зниженні ферментативної активності ґрунтового горизонту та розмноженню однотипних мікроорганізмів, які часто є патогенними для рослин.

Існує щонайменше 50 000 хвороб сільськогосподарських культур. Щороку вчені відкривають нові захворювання. Близько 15% від загального сільськогосподарського виробництва щорічно втрачається від інфекційних захворювань, незважаючи на покращені сорти та методи контролю. Патогени швидко розмножуються та мутують. Вони розвивають генетичну стійкість до хімічних пестицидів та мають можливість інфікувати нові гібриди.

Одними із основних культур, що вирощуються в світі, є зернові, а саме пшениця та ячмінь. Вони входять у трійку світових лідерів. Найбільш розповсюдженим захворюванням зернових є фузаріоз колоса (англійською *Fusarium Head Blight* – FHB). Фузаріоз походить від латинського слова *fuscus*, що означає нитка. Серед представників роду *Fusarium*, що викликають захворювання у рослин зернових культур, переважають *Fusarium oxysporum*, *Fusarium graminearum*, *Fusarium culmorum* і *Fusarium avenaceum* [8]. *F. graminearum* і *F. culmorum* є найпоширенішими та найбільш вірулентними. Їхнє географічне поширення, очевидно, пов'язане з температурою та вологістю. *F. graminearum* зустрічається по всьому світу, включаючи Північну Америку, Східну Європу,



Австралію та Південний Китай, тоді як *F. culmorum* зустрічається переважно в Західній Європі та в країнах, що мають більш помірний та вологий клімат [41]. Загалом, види роду *Fusarium* зустрічаються в широкому діапазоні середовищ існування, включаючи ґрунт, рослини, воду та повітря. Частина їх є патогенами, що мешкають в орному шарі ґрунту, інші асоціюються з рослинними залишками або можуть рости як сапрофіти на гниючій органічній речовині [36]. Деякі види роду *Fusarium* також є збудниками захворювань людини та тварин, спричиняючи інфекції у людей з ослабленим імунітетом та сільськогосподарських тварин [14]. Загалом види цього роду поширені по всьому і їх можна виділити з різноманітних середовищ.

Фузаріоз вперше був описаний в Англії В. Г. Смітом у 1884 році, а через кілька років про це повідомив у Сполучених Штатах Ф. Д. Честер у 1890 році та Дж. С. Артур у 1891 році [44]. З тих пір у світі зафіксовано кілька великих спалахів. У США наприкінці 1910-х – на початку 1930-х років було п'ять великих епідемій фузаріозу [39]. Хвороба знову виникла в 1980-х і 1990-х роках. З того часу були епідемії різної інтенсивності, частіше у східній половині США [39]. Повторна поява захворювання на території США частково пояснюється сукупністю чинників: сприятливих погодних умов (волога та тепла погода) до та під час цвітіння та великої кількості інокулюму через скорочення методів обробітку ґрунту, які залишають рослинні залишки на поверхні ґрунту для зменшення ерозії та збереження вологи в ґрунті.

Сучасні дослідження підтверджують, що гриби роду *Fusarium*, що викликають фузаріоз, переживають міжсезонні періоди у вигляді міцелію, ініціалів перитецію або хламідоспор у рослинних залишках [43]. Залишки кукурудзи, пшениці та ячменю особливо придатні для виживання та розмноження грибів цього роду [63]. Навесні зрілі перитеції виділяють аскоспори, які вважаються первинним інокулятом. Аскоспори переносяться потоками повітря, осідають на поверхні рослини і вражають колоски. Інфекції можуть виникнути в будь-який час від часткової появи колоса до зрілості; однак більшість інфекцій виявляється під час цвітіння частково через те, що пиляки містять стимулятори для проростання спор і росту патогенів [61].

Розробка та пошук нових методів боротьби із фузаріозом є актуальною проблемою. Оскільки гриби роду *Fusarium* здатні інфікувати широкий спектр видів рослин, в зоні ризику знаходяться зернові, зернобобові, технічні, овочеві культури, а також багаторічні ягідні насадження. Виходячи з аналізу даних, опублікованих на сайті U. S. Wheat & Barley Scab Initiative (USWBSI), в останні два роки в світі стрімко розповсюджуються такі види фузарій як *Fusarium graminearum* та *Fusarium oxysporum*, які ще п'ять років тому були притаманні лише Північній Америці, де вони інфікували тільки зернові культури [65]. В 2021–2022 рр. ці види фузарій спричинили масове ураження баштанних насаджень в Туреччині, що завдало збитків місцевим фермерам на суму понад 100 млн доларів. Такі обставини є прямою загрозою для України, оскільки Туреччина є географічно близькою країною та має розвинуті морські логістичні маршрути з сусідніми державами, такими як Україна, Румунія та Болгарія. Враховуючи війну в Україні, більшість експортно-імпортних перевезень, більш ніж на 60%, ідуть з портів Болгарії та Румунії, в тому числі і поставки



турецьких овочів та екзотичних фруктів, що можуть бути заражені спорами фузарій [68].

Пом'якшення кліматичних умов в Україні, що спостерігається у вигляді теплої погоди і надлишку вологи навесні, наприклад, в квітні 2023 р. кількість опадів склала понад 100 мм [67], та активний перехід фермерів на мінімальну систему обробітку ґрунту для зменшення затрат, що в свою чергу призводить до скорочення оборотних культур і посівів монокультур без сівобороту, сприяє накопиченню в ґрунті та розповсюдженню різних видів фузарій.

Розробка та впровадження біотехнологій, що включають методи контролю розповсюдження збудників фузаріозу, є перспективним напрямом, оскільки біологічні методи не викликають звикання та часто поєднують в собі технології захисту та підвищення врожайності оброблюваних культур. Як видно з результатів, опублікованих на сайті USWBSI, хімічні фунгіциди стрімко втрачають свою ефективність через здатність грибів роду *Fusarium* формувати до них стійкість. Підтвердженням розвитку резистентності фузарій є зникнення з світового ринку певних діючих речовин фунгіцидів через зниження їх ефективності, або взагалі, стимуляцію синтезу мікотоксинів, зокрема дезоксиніваленолу. Наприклад, у 2001 році компанія DuPont у США припинила виробництво фунгіцидів з діючою речовиною беноміл, саме з вище наведених причин [66].

Систематичне положення збудників фузаріозу

Ідентифікація грибів роду *Fusarium* викликає найбільше труднощів, у порівнянні з видами інших родів. Особливо важким є визначення *F. oxysporum* та *F. solani* [16].

Протягом останніх років таксономія роду *Fusarium* зазнала багато змін. До публікації роботи німецьких мікологів Волленвебера і Рейнкінга в 30-х роках ХХ ст., які змінили загальноприйняту концепцію, взявши за основу таксономії мікологічні ознаки ізолятів, різні автори визнавали всередині роду різну кількість видів, і за порівняно короткий час кількість їх перевищила 1000 [15].

Волленвеберг і Рейнкінг описали 65 видів та 77 підвидових таксонів. Їх робота є основою всіх сучасних таксономічних систематик роду *Fusarium*. Пізніше Снайдері та Хансен зменшили кількість видів цього роду до 9. Подальші дослідження роду *Fusarium* здійснювали ряд авторів, які зробили значний внесок у вивчення різних аспектів, пов'язаних із цими грибами [4, 27].

Таксономія грибів роду *Fusarium* стабілізувалася значною мірою з 1980-х років, коли були опубліковані визначники німецьких мікологів Герлаха, Ніренберга та американського міколога Нельсона із співавторами. Ця концепція прийнята дослідниками всього світу та успішно застосовується на практиці. З часу появи цих публікацій методи біологічної і філогенетичної характеристики виду показали, що багато з раніше описаних видів роду *Fusarium* необхідно розділити на нові види, оскільки вони виявилися не самостійними, а комплексами (групами) видів [10, 26].

Усі досягнення останніх років у вивченні таксономії *Fusarium spp.* узагальнено у фундаментальній роботі Леслі та Саммерелла [54], яка зараз є найбільш повним практикумом для визначення грибів цього роду. У роботі Леслі та Саммерелла наведено детальний опис історії таксономії



грибів роду *Fusarium*, сучасні концепції виду, сучасні методи та середовища для виділення, ідентифікації та зберігання чистих культур грибів, методи визначення та схрещування ізолятів у біологічних дослідженнях, методи аналізу ДНК, а також докладні описи 70 видів цього роду.

Морфологічна концепція виду ґрунтується на морфологічних ознаках (розміри, контури, септованість спор, тощо). В основі біологічної концепції лежить схрещування ізолятів одного і того ж виду роду *Fusarium* з різними статевими ознаками, що є перехресно сумісними, при цьому потомство від їх схрещування є життєздатним і фертильним. Філогенетична концепція передбачає визначення послідовностей ДНК та аналіз отриманих даних згідно з базою даних [12, 54].

Для більшості видів роду *Fusarium* доступна інформація лише про морфологічні ознаки. Для невеликого числа видів є тест-штами, які можна використовувати для схрещування при ідентифікації. Для багатьох видів доступна інформація про послідовності ДНК для використання методів філогенетичної концепції [29, 54]. Повна стратегія ідентифікації культур *Fusarium spp.* включає збір інформації про симптоми хвороби, виділення патогена в чисту культуру, очищення останньої, визначення патогенності ізоляту до оригінальної рослини-господаря та інших видів потенційних рослин-господарів, вивчення морфологічних і, при необхідності, молекулярних ознак і перехресну фертильність [49].

У штучній систематиці гриби роду *Fusarium* Link відносили до недосконалих грибів порядку і класу гіфоміцетів (*Hyphomycetales*, *Hyphomycetes*), оскільки він об'єднував види, у циклі розвитку яких була невизначена статеві стадія. Це зумовлено тим, що дуже часто спорідненість геномів визначали на підставі молекулярно-генетичних ознак, оскільки в багатьох видів здатність до утворення статевого спороношення була втрачена в процесі еволюції, а в інших її важко було виявити в природних чи отримати в лабораторних умовах. Нині для більшості представників недосконалих грибів встановлено зв'язок між нестатевим спороношенням та статевою стадією, у результаті чого вони були віднесені до класу істинних грибів.

Таким чином, відповідно до Міжнародного кодексу ботанічної номенклатури, сучасна систематика грибів роду *Fusarium* Link виглядає так: домен – *Eukaryota*, царство – *Fungi/Mycota*, відділ – *Ascomycota*, клас – *Sordariomycetes*, підклас – *Hypocreomycetidae*, порядок – *Hypocreales*, родина – *Nectriaceae*, рід – *Fusarium* Link [2].

Серед видів, для яких описано статеву стадію, практичний інтерес становлять найбільш шкочинні і поширені патогени, зокрема *F. graminearum* (телеоморфи *G. zae*), *F. verticillioides* (телеоморфи *G. moniliformis*), *F. solani* (телеоморфи *N. haematococca*), *F. decemcellulare* (телеоморфи *A. rigidiuscula*) [21, 34]. Хоча в багатьох видів телеоморфна стадія залишається невідомою або відсутня взагалі.

Останніми роками в номенклатурі видів грибів роду *Fusarium* відбулися певні зміни: мікологи використовують систематику, яку було узгоджено на 8-й Міжнародній нараді з грибів роду *Fusarium*. Зокрема було ухвалено рішення перейменувати вид *F. moniliforme* на *F. verticillioides*, вид *F. sporotrichioides* –



на *F. sporotrichiella* та визначити його різновиди (*F. sporotrichiella* var. *poae*, *F. sporotrichiella* var. *tricinctum*) [2].

Морфологічна та біохімічна характеристика роду *Fusarium*

Різні види роду *Fusarium* можна відрізнити один від одного за широким спектром морфологічних ознак. *Fusarium spp.* – це нитчасті гриби, що мають складну морфологічну будову [40]. Міцелій – це мережа ниткоподібних гіфів, що утворюють колонії з пухнастим, оксамитовим повітряним міцелієм, який має колір від білого до рожевого або червонуватого. Під мікроскопом гіфи виглядають як павутинна мережа ниток, які розгалужуються. Залежно від виду та умов росту повітряний міцелій може мати колір від ніжно-рожевого та бордового до фіолетово-блакитного.

Спороутворюючі структури, які називаються конідіеносцями, розвиваються з міцелію. Будова конідіеносців у видів роду *Fusarium* відрізняється. У багатьох видів цього роду конідіеносці, відомі як фіаліди, мають лише один отвір, через який вивільняються ендоконідії. У деяких видів також присутні поліфіаліди, які мають два або більше отворів, через які ендоконідії виводяться назовні [47].

Великі багатоклітинні спори, які називаються макроконідіями, які є нестатевими спорами, розвиваються в спородохії, вони часто проявляються у вигляді слизових плям на культурі. У деяких видів спородохії можуть бути настільки розвиненими, що вони зливаються в більш товстий шар слизу [60]. Макроконідії підтримуються спородохієм, який являє собою щільне скупчення конідіеносців, що ростуть із строми. Кілька видів утворюють мікроконідії в ланцюжках, тоді як більшість утворює їх поодиночі або в слизових ковпачках. Макроконідії також можуть утворюватися на повітряному міцелії деяких видів роду *Fusarium*. Макроконідії дуже різноманітні за розміром (20–70 мкм), мають різну кількість перегородок, відмінні між собою за формою з вираженою базальною клітиною та навіть різні за кольором [36]. Деякі види, можуть утворювати незначні конідії – мікроконідії. Це крихітні одноклітинні спори, які здебільшого є одноклітинними і можуть мати кулясту, еліптичну, ниркоподібну або веретеноподібну форму, вони розвиваються на монофіалідах або поліфіалідах у формі головок або ланцюжків. При попаданні вологи на конідіеносець утворюються несправжні головки, які з часом заповнюються ендоконідіями. Деякі мікроконідії утворюються в ланцюжках і мають усічену основу. Зазвичай, мікроконідії утворюються в повітряному міцелії на простих або складних конідіеносцях [37].

У представників роду *Fusarium* в життєвому циклі присутня статеві стадія розмноження. У кінці вегетаційного періоду, а також після збирання врожаю на уражених рослинах формуються перитеції – плодові тіла, в яких містяться аски з аскоспорами. Статеві стадія розмноження гриба включає рекомбінацію генетичного матеріалу, що забезпечує їх генетичну мінливість. Ця здатність дозволяє постійно пристосовуватися до умов довкілля, набувати резистентності до фунгіцидів та інших засобів. Перед початком мейозу гаплоїдні клітини міцелію грибів роду *Fusarium* зливаються, формуючи диплоїдні клітини. У результаті мейотичного поділу утворюються чотири гаплоїдні клітини, за мейозом відбувається мітоз, під час якого утворюються вісім гапло-



їдних клітин (аскоспор). Аскоспори групами по 8 клітин упаковуються в булавоподібні аски і формують конусоподібні структури – перитеції [51]. Вони, зазвичай, розташовуються поодинокі або групами, можуть бути овальної чи кулястої форми, іноді з конусоподібним виступом, гладкі або горбкуваті, сизувато-чорного кольору. Біля вершини перитецію спостерігаються багатощарові вирости.

Хламідоспори – товстостінні нестатеві спори, заповнені ліпідоподібною речовиною. Більшість видів роду *Fusarium* здатні їх продукувати і вони широко поширені в ґрунті. Зовнішня стінка хламідоспори може бути гладкою або шорсткою, і вони можуть групуватися, об'єднуватися в пари або навіть утворювати ланцюжки. Перезимівля *Fusarium spp.* у ґрунті та на інших субстратах значною мірою залежить від них [11].

Ще один механізм захисту від несприятливих умов, що притаманний представникам роду *Fusarium*, це здатність до утворення склероціїв. Склероція представляє собою щільне сплетіння гіфів міцелію білуватого, жовтуватого, коричневого чи синього кольорів, що складаються із товстостінних і темних клітин зверху та тонкостінних і безбарвних всередині. Вони можуть зберігатись до кількох років у абсолютно сухому середовищі, не втрачаючи здатності до проростання.

Склероція, зазвичай, утворюється і розвивається в тканинах рослини-господаря або в ґрунті, що забезпечує виживання гриба за несприятливих умов, особливо за низьких температур під час зимівлі [33, 36]. Крім склероціїв, *Fusarium spp.* інколи утворюють мікросклероції – дрібні, іноді видовжені, щільні пористі тіла різної форми, які формуються за умов підвищеної вологості більше 80–90%. Форма, щільність, кількість і розміри склероціїв дуже мінливі і залежать від багатьох чинників. Товстостінні клітини забезпечують захист і накопичення поживних субстратів для тонкостінних, саме тому вони розташовуються на периферії, натомість тонкостінні – виживання за несприятливих умов. Імовірно, цим зумовлені їхні цитоплазматичні відмінності, зокрема, до складу товстостінних клітин входять різноманітні цитоплазматичні включення (краплини жиру, вакуолі тощо) [9].

Види роду *Fusarium* добре себе почувають у вологому середовищі з активністю води понад 0,86 одиниць і температурою від 0 до 37 °С. Жоден вид цього роду не є теплолюбним [55].

В природних умовах гриби зберігаються та розмножуються на заражених поживних рештках дрібних зернових та кукурудзи. Під час вологої погоди спори переносяться вітром або розбризкуються на колоски зернових культур. Найпоширенішим видом, що спричиняє фузаріоз у зернових, є *Fusarium graminearum* (статеві стадія – *Gibberella zeae*). Цей міцеліальний гриб є тим самим, що часто пов'язаний із гниллю стебла та колоса кукурудзи. Спори можуть знаходитись всередині зараженої насінини або розноситися з навколишніх культур іноді на великі відстані [8].

Гриби роду *Fusarium* мають розвинену ферментну систему. Це підтверджують численні дослідження по виявленню генів, що кодують різноманітні ферменти, які допомагають фузаріям пристосовуватись до умов навколишнього середовища та утилізувати різноманітні субстрати [53].



Основними ферментами, що продукують фузарії, є ксилінази, протеази, ліпази, полігалактуронази, β -глюкозидази та целюлази [46]. Фузарії добре утилізують цукри. Найвищу активність проявляють по відношенню до моноцукрів, особливо до глюкози, фруктози і рибози. Більшість видів утилізують аміноцукри, серед яких перевагу віддають D-глюкозаміну та 2-аміно-2-деокси-D-глюкопіранозі [25, 46].

Деякі представники роду, такі як *F. graminearum* та *F. solani*, володіють здатністю до продукування сидерофорів, а також мають позитивну реакцію на розрідження желатини і відновлення нітратів [32].

Рідше зустрічаються види, що здатні до синтезу хітиназ, β -1,3-глюканази та уреази [45].

Розвинена ферментна система та здатність утилізувати широкий спектр різноманітних субстратів дає певне пояснення розповсюдженню грибів роду *Fusarium* в природі і пояснює їх високу патогенність по відношенню до рослин і теплокровних тварин.

Культуральні особливості *Fusarium spp.*

Fusarium spp., як правило, швидкоростучі гриби. Швидкість росту, зазвичай, залежить від виду та складу середовища, що використовується. Фузаріозні колонії, зазвичай, білого, рожевого, оранжевого, жовтого або фіолетового кольору. Колір колонії може змінюватись залежно від виду, віку та складу середовища. Текстура колоній, зазвичай, ватна. Однак деякі види можуть мати більш порошкоподібну або зернисту структуру.

Зворотний бік колоній, зазвичай, жовтуватого або червонувато-коричневого кольору. Знову ж таки, колір може змінюватись залежно від виду та складу середовища та загальних умов росту, таких як температура та вологість [28]. Деякі види роду *Fusarium* продукують такі пігменти, як каротиноїди, які відповідають за жовте та оранжеве забарвлення колоній. Колонії фузарій, зазвичай, не мають запаху, хоча деякі види можуть мати затхлий або землястий запах. *Fusarium spp.* утворюють нестатеві спори. Тип і кількість утворених спор може змінюватись залежно від виду та складу середовища. Конідії *Fusarium spp.*, зазвичай, має форму кола або віяла [17].

Патогенез грибів роду *Fusarium* по відношенню до культурних рослин

Пшениця, ячмінь та зернобобові культури сприйнятливі до інфекції, починаючи з фази ВВСН 37-39. Найбільш сприйнятливі під час цвітіння є пильовики [3]. Спори грибка-збудника можуть потрапляти на оголені пильовики під час цвітіння, а потім проростати в ядра, луски або інші частини колоса.

Ярий ячмінь інфікується, коли колос пробиває оболонку листя. Інфекція будь-якої культури може відбуватись у період наливу зерна за сприятливих умов навколишнього середовища [6].

Найбільш сприятливими умовами для зараження є тривалі періоди (від 48 до 72 год) високої вологості та високих температур (від 20 до 35 °C). Однак зараження відбувається і при більш низьких температурах, коли висока вологість зберігається довше 72 год. Інфекції на початкових стадіях вегетації можуть стимулювати утворення повітряно-крапельних спор, які сприяють



вторинному поширенню хвороби, особливо якщо культура має нерівномірне цвітіння через пізній посів [3].

Оскільки розвиток фузаріозу залежить від сприятливих умов навколишнього середовища, частота та тяжкість захворювання змінюється з року в рік. Поєднання факторів, які можуть призвести до значної втрати врожайності та якості: велика кількість інокулята, тривалі або повторювані періоди високої вологості під час цвітіння, під час розвитку зерна, а також використання чутливих до фузаріозу сортів [3].

Характеристика токсинів грибів роду *Fusarium*

Серед токсинів, які синтезують гриби роду *Fusarium*, найбільш поширеними є трихотеценові мікотоксини. Залежно від хімічної будови та структурної організації трихотеценового ядра мікотоксини прийнято поділяти на 4 групи. Токсичність груп зменшується від групи А до D. Найбільш поширені токсини, які синтезують представники роду *Fusarium*, належать до груп А і В.

Основний представник трихотеценових мікотоксинів – дезоксиніваленол. Також до групи В входять ніваленол, фузаренон Х, трихотецин. Всі вони характеризуються наявністю карбоксильної групи у положенні С-8. Основними продуцентами токсинів цієї групи є види *F. graminearum*, *F. culmorum*.

Види *F. graminearum*, *F. culmorum*, *F. sporotrichioides* та *F. poae*, продукують трихотецени, однак не здатні до синтезу монілфлормінів та фумінозінів.

Види *F. sporotrichioides* та *F. langsethiae* синтезують токсини лише групи А, а *F. graminearum*, *F. cerealis*, *F. culmorum* – трихотецени групи В. Наприклад, Х.-Х. Zhang з колегами [63] показали, що в період з 2009 по 2013 рр. у різних провінціях Китаю домінували ізоляти, здатні до продукції різних мікотоксинів, які належали до видів *F. asiaticum* та *F. graminearum*, і менш поширені ізоляти видів *F. acuminatum*, *F. avenaceum* та *F. pseudograminearum* [65].

Не виявляють здатності до синтезу трихотеценів види *F. solani*, *F. oxysporum*, *F. avenaceum*, *F. tricinctum* [20].

Ще однією групою мікотоксинів, які здатні синтезувати представники роду *Fusarium*, є фумонізени. Фумонізени – це велика група сполук, з яких найпоширенішими є токсини, віднесені до групи В (ФВ₁, ФВ₂, ФВ₃). Останні є продуктами метаболізму представників видів *F. verticillioides*, *F. proliferatum* та ін. Деякі види роду *Fusarium* (наприклад, *F. nygamai*, *F. oxysporum*) здатні продукувати фумонізени у значній кількості, тоді як інші (*F. anthropilum*, *F. globosum*, *F. napiforme* і *F. thapsinum*) продукують їх у незначних кількостях [31].

Менш поширеним токсином, порівняно із перерахованими вище, вважається моніліформін, який здатні синтезувати різні види грибів, однак найбільш поширеними продуцентами є *F. avenaceum*, *F. oxysporum*, *F. tricinctum* та *F. subglutinans*. Цей мікотоксин являє собою суміш К-Na-солей 3-окси-3-циклобутен-1,2-діону, погано розчиняється у воді та не руйнується під дією сонячного світла. Нагрівання до 50 °С упродовж 2 годин знижує кількість токсину в зерні кукурудзи на 15% і 40% – пшениці [30].

Серед перерахованих вище мікотоксинів, виділяють також фузарієву кислоту, яка синтезується багатьма видами грибів та викликає в'янення рос-



лин. Фузарієва кислота відносно слаботоксична щодо ссавців, але за її присутності зростає токсичність дезоксиніваленолу і фумонізину В1 [62].

У таблиці наведено перелік найбільш розповсюджених видів грибів роду *Fusarium* і характеристики мікотоксинів, що ними продукуються.

Таблиця

Характеристика та здатність до синтезу мікотоксинів у найбільш розповсюджених видів грибів роду *Fusarium*

Table

Characteristics and ability to synthesize mycotoxins in the most widespread species of fungi of the genus *Fusarium*

Вид роду <i>Fusarium</i>	Рослини, які найчастіше уражуються	Мікотоксин
<i>F. avenaceum</i>	Злаки, персики, яблука, груші, картопля, арахіс, горох, спаржа, помідори	2-аміно-14,16-Диметилоктадекан-3-ол, акумінатопірон, ауурофузарин, беверіцин, хламідоспорол, хризогін, еніатини, фузарин С, монліформін
<i>F. cerealis</i>	Зернові культури, картопля	Аурофузарин, Бутенолід, Хризогін, Кульморин, Фузарин С, Ніваленол, Зеараленон
<i>F. culmorum</i>	Зернові, картопля, яблука, цукровий буряк	Аурофузарин, Бутенолід, Хризогін, Кульморин, Дезоксиніваленол, Фузарин С, Ніваленол, Зеараленон
<i>F. equiseti</i>	Злаки та фрукти, забруднені ґрунтом, овочі, горіхи, спеції,	Хризогін, Діацетоксицирпенол, Еквізетин, Фузарохроманон, Ніваленол, Зеараленон
<i>F. graminearum</i>	Зернові та трави	Аурофузарин, Бутенолід, Хризогін, Кульморин, Дезоксиніваленол, Фузарин С, Ніваленол, Зеараленон
<i>F. incarnatum</i>	Горіхи, банани, цитрусові, картопля, дині, помідори, спеції	Боверіцин, Еквізетин, Фузапірон, Зеараленон
<i>F. oxysporum</i>	Зернові культури, горох, квасоля, горіхи, банани, цибуля, картопля, цитрусові, яблука, ультрапастеризовані соки, спеції, сир	Боверіцин, Фузарінова кислота, Монліформін, Нафтохінон

Представники роду *Fusarium*, серед яких види *F. graminearum*, *F. culmorum*, *F. sporotrichiella*, *F. equiseti*, *F. culmorum* та *F. stilphureum*, синтезують токсини, які відрізняються за хімічною природою. Крім негативно-го впливу на врожай зерна, накопичення мікотоксинів також значно знижує його якість. Зернові продукти можуть бути контаміновані мікотоксинами на будь-якому етапі: під час обробки, зберігання та транспортування кінцевого продукту. Присутність мікотоксинів у зерні та виробах із нього може завдати шкоди здоров'ю людини та тварин [7, 28].



Потрапляючи в шлунок разом з їжею, токсини активуються та викликають подразнення кишківника [57]. Деякі мікотоксини, що не потребують активації, можуть викликати подразнення шкіри, слизових оболонок та носоглотки у людей [46].

Одним із основних механізмів впливу токсинів, що продукуються фузаріями, на організм теплокровних тварин, є блокування пептидилтрансферазного сайту рибосом, що спричиняє порушення синтезу білків [59]. Це особливо небезпечно при ураженнях нирок, печінки та ембріонів [64].

При потраплянні нижчих від ЛД₅₀ концентрацій мікотоксинів в організм теплокровних тварин, цитохром Р-450, що продукується в печінці, каталітично гідроксильє ізовалеріанові ланцюги токсинів, зазвичай, у положеннях С-3 або С-4, після чого напівзруйнований токсин потрапляє в кров, де в процесі деацелювання та гідроксильювання метаболітів, концентрація сполук, що утворились в печінці, знижується шляхом утворення глюкуронових кон'югатів, які виводяться через нирки [18].

Оптимальними умовами для синтезу мікотоксину грибами є вологість субстрату 45–50% та температура довкілля 15–30 °С [50].

Мікотоксини, що продукуються грибами роду *Fusarium*, є досить стійкими сполуками. Зменшують рівень вмісту мікотоксинів різними способами, наприклад, теплова обробка токсину в нейтральному або кислому середовищі не призводить до його руйнування, але в лужному середовищі за температури 100 °С упродовж 60 хвилин руйнує близько 50%. Для руйнування, наприклад, зеараленону в насінні інфікованої кукурудзи використовують метод обробки 0,03% розчином пересульфату амонію або 0,01% розчином пероксиду водню [19].

Перспективним є впровадження мікробіологічних методів сорбції та біодеградації мікотоксинів, що продукують гриби роду *Fusarium*, адже використання таких біотехнологій дасть змогу частково використовувати для корму тваринам зерно неналежної якості.

Методи виявлення *Fusarium*

Виділення грибів роду *Fusarium*, зазвичай, проводиться із зараженого зерна за використання методу «вологих камер». Для цього зразки зерна відмивають проточною водогінною водою, знезаражують 0,5% розчином перманганату калію, промивають стерильною водогінною та дистильованою водою, після чого асептично переносять в чашки Петрі на зволожений фільтрувальний папір. Активування спор фузарій здійснюється за температури 28 °С до появи на поверхні зерен видимого міцелію [1]. Далі зерна переносять на щільне поживне середовище Чапека з гентаміцином, який додають для пригнічення росту супутньої бактеріальної біоти, та культивують за температури 28 °С протягом 5–7 діб. Чисті культури ізолятів отримують шляхом серійних пересівів на таке ж агаризоване середовище Чапека з гентаміцином. Інтервал між пересівами встановлюють 20–28 діб.

Для визначення харчових потреб та радіальної швидкості росту фузарій використовують синтетичні (середовище Чапека), спеціалізоване синтетичне середовище (Spezieller Nährstoffarmer Agar) та напівсинтетичне (картопляно-глюкозний агар) середовища.



Хімічний склад середовищ є дуже важливим при культивуванні фузарієвих грибів, оскільки впливає на культурально-морфологічні характеристики (зокрема форму конідій, розвиток типу спорношення, синтез пігментів, утворення варіантів). Зважаючи на це, у дослідженнях здебільшого використовують картопляний відвар та поживні субстрати на його основі, а для оцінювання мікроморфологічних ознак такі щільні живильні середовища, на яких гриби формують слабо розвинений, павутинчатоподібний, безбарвний міцелій, що стелиться по поверхні, морфологічні особливості якого (розміри, форма конідиеносців, мікро- і макроконідій, хламідоспори, а також способи їхнього формування) легко визначаються [48].

Окрім ідентифікації за морфологічними ознаками, проводять молекулярно-генетичні дослідження. Для ідентифікації досліджуваного штаму до певного виду роду *Fusarium* ампліфікують і секвенують (визначають нуклеотидну послідовність) один чи більше генів. Найчастіше секвенують однокопійні гени, такі як β -тубулін, гістон H3, фактор елонгації трансляції TEF-1 α , кальмодулін [52, 54], а також рДНК, нітратредуктазу та фосфатпермеазу [35]. Отриману послідовність порівнюють із сіквенсами родинних видів із відповідних баз даних, наприклад, GenBank або FUSARIUM-ID [24]. Діагностична цінність одного сіквенсу часто недостатня, але сіквенс кількох генів, з урахуванням морфологічних ознак та визначенням філогенії, дозволяє більш надійно ідентифікувати досліджуваний штам роду *Fusarium* [52, 54]. Інші молекулярні методи, які використовуються для ідентифікації видів роду *Fusarium*, включають аналіз поліморфізму довжини ампліфікованих фрагментів, випадково ампліфікованих фрагментів ДНК, а також визначення групи вегетативної сумісності досліджуваних ізолятів [24].

Все частіше використовують для специфічного виявлення та кількісного визначення видів роду *Fusarium* у зернових ПЛР у реальному часі.

Методи боротьби з фузаріозом

Боротьба з фузаріозом передбачає використання культуральних і хімічних методів боротьби, включаючи сівозміну, висадку стійких сортів і застосування фунгіцидів. Також розробляються біологічні методи контролю, такі як використання корисних мікроорганізмів, що є прямими антагоністами або гіперпаразитами грибів роду *Fusarium* [42]. Деякі мікроорганізми, наприклад, мікроміцети роду *Trichoderma*, бактерії роду *Bacillus* та деякі види актинобактерій, показали свою ефективність у боротьбі з фузаріозом [5]. На сьогоднішній день це найбільш перспективний напрямок у розробці методів контролю фузаріозу, оскільки економічна складова при використанні хімічних фунгіцидів сильно різниться з вартістю біологічних методів і відображається на рентабельності вирощування зернових культур.

На сьогодні відомо, що жоден з доступних комерційних сортів рослин не має імунітету до інфекцій, спричинених *Fusarium spp.*, але відмінності в реакції на фузаріоз все ж є. Широко відомі два типи резистентності у рослин: тип I і тип II.

Стійкість типу I зменшує кількість початкових інфекцій і, зазвичай, вимірюється кількістю заражених колосків після інокуляції. Стійкість типу II обмежує поширення грибка в інфікованій тканині та вимірюється кількістю



заражених колосків за межами початкового місця інфікування. Інші типи стійкості або толерантності також були визнані в деяких лініях пшениці, засновані на здатності протистояти інфекції зерна, розщеплювати мікотоксини або підтримувати врожайність, незважаючи на присутність фузарій (толерантність).

Кілька сортів твердої ярої пшениці мають підвищену стійкість до ураження фузаріозу. Однак загальний рівень стійкості значно нижчий у твердої, ніж у м'якої пшениці. Ячмінь має природну стійкість типу II, що дозволяє зменшити поширення грибка в зараженій тканині, а деякі сорти накопичують меншу кількість дезоксиніваленолу.

Виробники, що знаходяться в зонах високого ризику, повинні вибирати сорти, які продемонстрували певний рівень стійкості до видів грибів роду *Fusarium* [23].

Боротьба з фузаріозом за допомогою хімічних фунгіцидів включає обробку насіння, що не захищає від фузаріозу, але може зменшити ураження сходів. У варіанті обробітку ґрунту, коли закопують залишки від дрібних зерен або кукурудзи, знижують інокулятивний потенціал грибка. У практиках мінімального або нульового обробітку ефективно розкидання та розподіл половин та інших залишків може сприяти швидшому розкладанню половин, зменшуючи потенціал інокулята. Перспективним у цьому напрямку є використання мікробіологічних деструкторів поживних залишків, що за короткий проміжок часу розкладають соломку та знищують місця зимівлі спор фузарій. До складу мікробіологічних препаратів-деструкторів входять мікроорганізми, що володіють фунгіцидною активністю по відношенню до широкого спектру грибів роду *Fusarium* [22].

Внесення мікроорганізмів-антагоністів грибів роду *Fusarium* в ґрунт, наприклад, одночасно при посіві шляхом попередньої обробки насіння або внесенням суспензії корисних мікроорганізмів в насінневе ложе за допомогою аплікатора, дає змогу захистити насінину від враження грибами цього роду [56].

Правильне зберігання та обробка зібраного врожаю також може допомогти запобігти зараженню фузаріозом [58].

Профілактичні заходи включають належне зберігання насіння, уникнення посіву на полях, де в анамнезі було зараження фузаріозом, і підтримання оптимальних умов вирощування сільськогосподарських культур. Регулярний моніторинг і раннє виявлення фузаріозу також важливі для запобігання поширенню інфекції.

Через руйнівну природу хвороби виробникам важливо мати стратегії пом'якшення втрат через фузарії та дезоксиніваленол, який ними синтезується. Ці стратегії включають поєднання культуральних практик, використання стійких або толерантних сортів, хімічний контроль, біологічний контроль, використання систем прогнозування та стратегії збору врожаю [38].

В результаті аналізу літературних джерел було показано різноманітність видового складу мікроміцетів роду *Fusarium*, наведено фактори вірулентності, проаналізована динаміка розповсюдження фузарій. Широке та швидке розповсюдження представників даного роду, а також висока здатність пристосовуватись до несприятливих факторів навколишнього середовища та форму-



вати стійкість до хімічних засобів захисту рослин свідчить про те, що фузаріоз є поширеною в світі хворобою.

Проаналізовано спектр мікотоксинів, що синтезуються грибами роду *Fusarium*, та показано їх широкий спектр токсичності по відношенню до сільськогосподарських рослин і теплокровних тварин та високу ступінь стійкості до хімічних та фізичних методів їх деактивації.

Показано необхідність до розробки нових та удосконалення існуючих методів контролю фузаріозних захворювань рослин, зокрема для захисту таких розповсюджених в світі культур, як пшениця і ячмінь.

O.V. Andriushchenko, I.V. Strashnova

Odesa I. I. Mechnikov National University,
st. Dvoryanska, 2, Odesa, 65082, Ukraine,
tel.: +38(096)229 22 91, e-mail: andriushchenko2016@gmail.com

CHARACTERISTICS OF REPRESENTATIVES OF THE GENUS *FUSARIUM* CAUSING CEREAL CROPS DISEASES

Summary

Biological features, pathogenesis, methods of detection, identification and control of fungi of the genus Fusarium, capable of causing diseases in various types of plants, in barley and wheat. Information is provided about the main mycotoxins synthesized by fusaria, as well as ways to reduce their concentration in the affected grain. The need for the development and implementation of biological methods for controlling fusarium pathogens is noted.

Key words: Fusarium, mycotoxins, biological control methods, grain diseases.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Парфенюк А.І., Безноско І.В. Інтенсивність спороутворення фітопатогенних грибів на сортах та гібридах перцю солодкого // Вісник Харківського національного аграрного університету. – 2012. – Вип. 3 (27). – С. 104–108. http://nbuv.gov.ua/UJRN/Vkhnau_biol_2012_3_14
2. Фуртат І.М., Остапюк Н.А., Антонюк М.З. Біологічні особливості та екологія представників роду *Fusarium*, збудників захворювань злаків // Наукові записки НаУКМА. Природничі науки. – 2017. – Т. 197. – С. 2–18. http://nbuv.gov.ua/UJRN/NaUKMApr_2017_197_3
3. Alisaac E., Mahlein A.-K. *Fusarium* Head Blight on Wheat: Biology, Modern Detection and Diagnosis and Integrated Disease Management // Toxins. – 2023. – V. 15 (3) – P. 1–23. <https://doi.org/10.3390/toxins15030192>
4. Antonissen G., Martel A., Pasmans F., Ducatelle R. The impact of *Fusarium* mycotoxins on human and animal host susceptibility to infectious diseases // Toxins. – 2014. – V. 6 (2). – P. 430–452. DOI: 10.3390/toxins6020430
5. Baard V., Bakare O.O., Daniel A.I., Nkomo M. Biocontrol Potential of *Bacillus subtilis* and *Bacillus tequilensis* against Four *Fusarium* Species //



- Pathogens. – 2023. – V. 12 (2). – P. 254–267. <https://doi.org/10.3390/pathogens12020254>
6. Bani M., Pérez-de-Luque A., Rubiales D., Rispaill N. Physical and Chemical Barriers in Root Tissues Contribute to Quantitative Resistance to *Fusarium oxysporum* f. sp. *pisi* in Pea // Front. Plant Sci. – 2018. – V. 9. – P. 199–215. DOI: 10.3389/fpls.2018.00199
 7. Baumgardt M., Grudzinska-Sterno M., Djurle A. Mycotoxin producing *Fusarium* species in oats during the growing season // Cereal Research Communications. – 2008. – V. 36. – P. 473–475.
 8. Beev G., Denev S., Pavlov D. Occurrence and distribution of *Fusarium* species in wheat grain // Agricultural science and technology. – 2011. – V. 3 (2). – P. 165–168.
 9. Bhagat N., Magotra S., Gupta R., Sharma S. Invasion and Colonization of Pathogenic *Fusarium oxysporum* R1 in *Crocus sativus* L. during Corm Rot Disease Progression // J. Fungi. – 2022. – V. 8 (12). – P. 1–23. DOI: 10.3390/jof8121246
 10. Booth C. The genus *Fusarium*. – Wallingford, UK: C.A.B. International, 1971. – 237 p.
 11. Brizuela A.M., Lalak-Kańczugowska J., Koczyk G., Stepień Ł. Geographical Origin Does Not Modulate Pathogenicity or Response to Climatic Variables of *Fusarium oxysporum* Associated with Vascular Wilt on Asparagus // J. Fungi. – 2021. – V. 7 (12). – P. 1–14. <https://doi.org/10.3390/jof7121056>
 12. Brown D.W., Butchko R.A., Busman M., Proctor R.H. Identification of gene clusters associated with fusaric acid, fusarin, and perithecial pigment production in *Fusarium verticillioides* // Fungal Genet. Biol. – 2012. – V. 49 (7). – P. 521–532. DOI: 10.1016/j.fgb.2012.05.010
 13. Bucheli T.D., Wettstein F.E., Hartmann N., Erbs M. *Fusarium* mycotoxins: overlooked aquatic micropollutants? // Agric Food Chem. – 2008. – V. 56 (3). – P. 1029–1034. DOI: 10.1021/jf073082k
 14. Burel C., Tanguy C., Guerre P. Effect of low dose of fumonisins on pig health: Immune status, intestinal microbiota and sensitivity to *Salmonella* // Toxins. – 2013. – V. 5 (4). – P. 841–864. DOI: 10.3390/toxins5040841
 15. Burgess L.W., Summerell B.A. Taxonomy of *Fusarium*: *Fusarium armeniacum* stat & comb. Nov // Mycotaxon. – 2000. – V. 75. – P. 347–348.
 16. Cha S.-D., Jeon Y.-J., Ahn G.-R., Han J.I. Characterization of *Fusarium oxysporum* Isolated from Paprika in Korea // Mycobiology. – 2007. – V. 35 (2). – P. 91–96. DOI: 10.4489/MYCO.2007.35.2.091
 17. Chandra Nayaka S., Niranjana S.R., Uday Shankar A.C., Niranjan Raj S. Seed bioprimering with novel strain of *Trichoderma harzianum* for the control of toxigenic *Fusarium verticillioides* and fumonisins in maize // Arch. Phytopathol. and Plant Protect. – 2010. – V. 43 – P. 264–282. <https://doi.org/10.1080/03235400701803879>
 18. Chilaka C.A., De Boevre M., Atanda O.O., Saeger S.D. The status of *Fusarium* mycotoxins in Sub-Saharan Africa: a review of emerging trends and post-harvest mitigation strategies towards food control // Toxins. – 2017. – V. 9 (1). – P. 19–55. <https://doi.org/10.3390/toxins9010019>



19. Corallo A.B., del Palacio A., Oliver M., Tiscornia S. *Fusarium* species and mycotoxins associated with sorghum grains in Uruguay // *Toxins*. – 2023. – V. 15 (8). – P. 1–12. DOI: 10.3390/toxins15080484
20. Desjardins A.E., Proctor R.H. Molecular biology of *Fusarium* mycotoxins // *Int J Food Microbiol.* – 2007. – V. 119 (1–2). – P. 47–50. DOI: 10.1016/j.ijfoodmicro.2007.07.024
21. Dill-Macky R., Jones R.K. The effect of previous crop residues and tillage on *Fusarium* head blight of wheat // *Plant Disease*. – 2000. – V. 84 (1). – P. 71–76. DOI: 10.1094/PDIS.2000.84.1.71
22. Dong D., Li M., Zhang T., Niu Z. Antagonistic Activity of *Streptomyces alfalfae* 11F against *Fusarium* Wilt of Watermelon and Transcriptome Analysis Provides Insights into the Synthesis of Phenazine-1-Carboxamide // *Plants*. – 2023. – V. 12 (22). – P. 3796–3811. <https://doi.org/10.3390/plants12223796>
23. Dong Y., Xia X., Ahmad D., Wang Y. Investigating the Resistance Mechanism of Wheat Varieties to *Fusarium* Head Blight Using Comparative Metabolomics // *Int J Mol Sci.* – 2023. – V. 24 (4). – P. 3214–3233. <https://doi.org/10.3390/ijms24043214>
24. Geiser M., Schürch S., Gehr P. Influence of surface chemistry and topography of particles on their immersion into the lung's surface-lining layer // *J. Appl. Physiol.* – 2003. – V. 94 (5). – P. 1793–1801. DOI: 10.1152/jap-physiol.00514.2002
25. Górna K., Pawłowicz I., Waśkiewicz A., Stępień Ł. *Fusarium proliferatum* Strains Change Fumonisin Biosynthesis and Accumulation When Exposed to Host Plant Extracts // *Fungal Biol.* – 2016. – V. 120 (6–7). – P. 884–893. DOI: 10.1016/j.funbio.2016.04.004
26. Gräfenhan T., Schroers H.-J., Nirenberg H.I., Seifert K.A. An overview of the taxonomy, phylogeny, and typification of nectriaceous fungi in *Cosmospora*, *Acremonium*, *Fusarium*, *Stilbella*, and *Volutella* // *Studies in Mycology.* – 2011. – V. 68. – P. 79–113. DOI: 10.3114/sim.2011.68.04
27. Hallen H.E., Huebner M., Shiu S.-H., Güldener U. Gene development in *Fusarium graminearum*, with particular emphasis on ion transport proteins // *Fungal Genet. Biol.* – 2007. – V. 44 (11). – P. 1146–1156. DOI: 10.1016/j.fgb.2007.04.007
28. Harish J., Jambhulkar P.P., Bajpai R., Arya M. Morphological characterization, pathogenicity screening, and molecular identification of *Fusarium spp.* isolates causing post-flowering stalk rot in maize // *Front. Microbiol.* – 2023. – V. 14. – P. 1–16. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2023.1121781>
29. Harris L.J., Balcerzak M., Johnston A., Schneiderman D. Host-preferential *Fusarium graminearum* gene expression during infection of wheat, barley, and maize fungal // *Fungal Biol.* – 2016. – V. 120 (1). – P. 111–123. DOI: 10.1016/j.funbio.2015.10.010
30. Imathiu S.I., Edwards S.G., Ray R.V., Back M.A. *Fusarium langsethiae* – a HT-2 and T-2 Toxins Producer that Needs More Attention // *J. Phytopathol.* – 2013. – V. 161. – P. 1–10. DOI: 10.1111/jph.12036



31. *Jestoi M.* Emerging fusarium-mycotoxins fusaproliferin, beauvericin, enniatins, and moniliformin // *Crit Rev Food Sci Nutr.* – 2008. – V. 48 (1). – P. 21–49. DOI: 10.1080/10408390601062021
32. *Kikot G.E., Hours R.A., Alconada T.M.* Contribution of Cell Wall Degrading Enzymes to Pathogenesis of *Fusarium graminearum*: a Review // *Basic Microbiol.* – 2009. – V. 49 (3). – P. 231–241. DOI: 10.1002/jobm.200800231
33. *Kurian S.M., Lichius A., Read N.D.* Ca²⁺ Signalling Differentially Regulates Germ-Tube Formation and Cell Fusion in *Fusarium oxysporum* // *J. Fungi.* – 2022. – V. 8 (1). – P. 1–15. DOI: 10.3390/jof8010090
34. *Kurt B., Farnleitner A., Mach R.L.* Novel Methods for the Quantification of Pathogenic Fungi in Crop Plants: Quantitative PCR and ELISA Accurately Determine *Fusarium* Biomass / *Plant Pathology.* – InTech, 2012. – P. 203–218. DOI: 10.5772/30240
35. *Lin C., Feng X.-I., Liu Y., Li Z.-C.* Bioinformatic Analysis of Secondary Metabolite Biosynthetic Potential in Pathogenic *Fusarium* // *Journal JoF.* – 2023. – V. 9 (8). – P. 1–33. DOI: 10.3390/jof9080850
36. *Ma L.-J., Geiser D.M., Proctor R.H., Rooney A.P.* *Fusarium* pathogenomics // *Annu Rev Microbiol.* – 2013. – V. 67. – P. 399–416. DOI: 10.1146/annurev-micro-092412-155650
37. *Manikandan K., Shanmugam V., Kavi Sidharthan V., Saha P.* Characterization of field isolates of *Fusarium* spp. from eggplant in India for species complexity and virulence // *Microb. Pathog.* – 2023. – V. 67 (1). – P. 399–416. DOI: 10.1016/j.micpath.2023.106472
38. *Mutambuki K., Likhayo P.* Efficacy of different hermetic bag storage technologies against insect pests and aflatoxin incidence in stored maize grain // *J. Bull Entomol. Res.* – 2021. – V. 111 (4). – P. 499–510. DOI: 10.1017/S0007485321000213
39. *Nelson P.E.* History of *Fusarium* systematics // *Phytopathology.* – 1991. – V. 81 (9). – P. 1045–1048.
40. *Nirenberg H.I., O'Donnell K.* New *Fusarium* species and combinations within the *Gibberella fujikuroi* species complex // *Mycologia.* – 1998. – V. 90 (3). – P. 434–458. DOI: 10.2307/3761403
41. *Omar I., O'Neill T.M., Rossall S.* Biological control of *Fusarium* crown and root rot of tomato with antagonistic bacteria and integrated control when combined within the fungicide carbendazim // *Plant Pathol.* – 2005. – V. 55 (1). – P. 92–99. DOI: 10.1111/j.1365-3059.2005.01315.x
42. *Omotayo O.P., Babalola O.O.* *Fusarium verticillioides* of maize plant: Potentials of propitious phytomicrobiome as biocontrol agents // *Front Fungal Biol.* – 2003. – V. 4. – P. 1–12. DOI: 10.3389/ffunb.2023.1095765
43. *Owens R.C., Ambrose P.G.* Antimicrobial safety: focus on fluoroquinolones // *Clin. Infect. Dis.* – 2005. – V. 2. – P. 144–157. DOI: 10.1086/428055
44. *Parry D.W., Jenkinson P., McLeod L.* *Fusarium* ear blight (scab) in small grain cereals – a review // *Plant Pathol.* – 1995. – V. 44 (2). – P. 207–238. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.1995.tb02773.x>
45. *Pekkarinen A., Mannonen L., Jones B.L., Niku-Paavola M.L.* Production of Proteases by *Fusarium* Species Grown on Barley Grains and in Media Con-



- taining Cereal Proteins // *J. Cereal Sci.* – 2000. – V. 31 (3). – P. 253–261. DOI: 10.1006/jcrs.2000.0305
46. Perincherry L., Urbaniak M., Pawłowicz I., Kotowska K. Dynamics of *Fusarium* Mycotoxins and Lytic Enzymes during Pea Plants' Infection // *Int J Mol Sci.* – 2021. – V. 22 (18). – P. 9888–9908. <https://doi.org/10.3390/ijms22189888>
47. Pettitt T., Xu X., Parry D. Association of *Fusarium* species in the wheat stem rot complex // *Eur. J. Plant Pathol.* – 2003. – V. 109 (7). – P. 769–774. DOI: 10.1023/A:1026042711064
48. Pongpisutta R., Keawmanee P., Sanguansub S., Dokchan P. Comprehensive Investigation of Die-Back Disease Caused by *Fusarium* in Durian // *Plants.* – 2023. – V. 12 (17). – P. 1–19. <https://doi.org/10.3390/plants12173045>
49. Ruiz-Herrera J., Ortiz-Castellanos L. Analysis of the phylogenetic relationships and evolution of the cell walls from yeasts and fungi // *FEMS Yeast Res.* – 2010. – V. 10 (3). – P. 225–243. <https://doi.org/10.1111/j.1567-1364.2009.00589.x>
50. Shen C.-M., Hu Y.-C., Sun H.-Y., Li W. Distribution of trichothecene chemotypes of the *Fusarium graminearum* species complex in major winter wheat production areas of China // *Plant Dis.* – 2012. – V. 96 (8). – P. 1172–1178. DOI: 10.1094/PDIS-11-11-0974-RE
51. Stepień Ł. Plant-Pathogenic *Fusarium* species // *J. Fungi.* – 2023. – V. 9 (1). – P. 1–3. <https://doi.org/10.3390/jof9010013>
52. Summerell B.A., Sallen B., Leslie J.F. Utilitarian Approach to *Fusarium* Identification // *Plant Dis.* – 2023. – V. 87 (2). – P. 117–128. DOI: 10.1094/PDIS.2003.87.2.117
53. Svoboda T., Parich A., Güldener U., Schöfbeck D. Biochemical Characterization of the *Fusarium graminearum* Candidate ACC-Deaminases and Virulence Testing of Knockout Mutant Strains // *Front Plant Sci.* – 2019. – V. 10. – P. 1–17. DOI: 10.3389/fpls.2019.01072
54. *The Fusarium Laboratory Manual* / Ed. J.F. Leslie, B.A. Summerell. – Blackwell Publishing Hoboken, 2006. – 368 p. DOI: 10.1002/9780470278376
55. Trang M.T., Ameye M., Landschoot S., Devlieghere F. Molecular Insights into Defense Responses of Vietnamese Maize Varieties to *Fusarium verticillioides* Isolates // *J. Fungi.* – 2021. – V. 7 (9). – P. 1–13. DOI: 10.3390/jof7090724
56. Upadhyay P.K., Dey A., Singh V.K., Dwivedi B.S. Conjoint application of nano-urea with conventional fertilizers: An energy efficient and environmentally robust approach for sustainable crop production // *PLoS ONE.* – 2023. – V. 18 (7). – P. 1–21. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0284009>
57. Waśkiewicz A., Stepień Ł., Wilman K., Kachlicki P. Diversity of pea-associated *F. proliferatum* and *F. verticillioides* populations revealed by FUM1 sequence analysis and fumonisin biosynthesis // *Toxins.* – 2013. – V. 5 (3). – P. 488–503. DOI: 10.3390/toxins5030488
58. Williams S.B., Murdock L.L., Baributsa D. Storage of Maize in Purdue Improved Crop Storage (PICS) Bags // *PLoS ONE.* – 2017. – V. 12 (1). – P. 1–12. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0168624>



59. Witaszak N., Lalak-Kańczugowska J., Waśkiewicz A., Stepień Ł. The Impacts of Asparagus Extract Fractions on Growth and Fumonisin Biosynthesis in *Fusarium Proliferatum* // *Toxins*. – 2020. – V. 12 (2). – P. 95–109. <https://doi.org/10.3390/toxins12020095>
60. Xu E.Y., Bi X., Holland M.J., Gottschling D.E., Broach J.R. Mutations in the nucleosome core enhance transcriptional silencing // *Mol. Cell. Biol.* – 2005. – V. 25 (5). – P. 1846–1859. DOI: 10.1128/MCB.25.5.1846-1859.2005
61. Yates I.E., Widstrom N.W., Bacon C.W., Glenn A. Field performance of maize grown from *Fusarium verticillioides* – inoculated seed // *Mycopathologia*. – 2005. – V. 159 (1). – P. 65–73. DOI: 10.1007/s11046-004-8402-9
62. Yazar S., Omurtag G.Z. Fumonisin, Trichothecenes and Zearalenone in Cereals // *Int J Mol Sci*. – 2008. – V. 9 (11). – P. 2062–2090. DOI: 10.3390/ijms9112062
63. Zhang X.-X., Sun H.-Y., Shen C.-M., Li W. Survey of *Fusarium* spp. causing wheat crown rot in major winter wheat growing regions of China // *Plant Dis*. – 2015. – V. 99 (11). – P. 1610–1615. DOI: 10.1094/PDIS-04-14-0422-RE
64. Zinedine A., Soriano J.M., Molto J.C., Mañes J. Review on the toxicity, occurrence, metabolism, detoxification, regulations and intake of zearalenone: an oestrogenic mycotoxin // *Food Chem. Toxicol.* – 2007. – V. 45 (1). – P. 1–18. DOI: 10.1016/j.fct.2006.07.030
65. <https://agrosfera.ua/ua/articles/Kovarnyy%20fuzarioz%20kolosa>
66. <https://latifundist.com>
67. <https://meteopost.com/weather/climate/>
68. <https://www.ukrinform.ua/rubric-economy/>

REFERENCES

1. Parfenyk AI, Beznosko IV. The intensity of sporulation in fitopathogenical fungus varieties and hybrids of sweet pepper. *Visnyk Kharkivskoho natsionalnoho ahrarnoho universytetu*. 2012;3(27):104–108. http://nbuv.gov.ua/UJRN/Vkhnu_biol_2012_3_14 [in Ukraine].
2. Furtat IM, Ostapiuk NA, Antonyuk MZ. Biological features and ecology of the representatives of the *Fusarium* genus, pathogens of cereals. *Naukovi zapysky NaUKMA. Pryrodnychi nauky*. 2017;197:2–18. http://nbuv.gov.ua/UJRN/NaUKMApr_2017_197_3 [in Ukraine].
3. Alisaac E, Mahlein A-K. *Fusarium* Head Blight on Wheat: Biology, Modern Detection and Diagnosis and Integrated Disease Management. *Toxins*. 2023;15(3):1–23. <https://doi.org/10.3390/toxins15030192>
4. Antonissen G, Martel A, Pasmans F, Ducatelle R. The impact of *Fusarium* mycotoxins on human and animal host susceptibility to infectious diseases. *Toxins*. 2014;6(2):430–452. DOI: 10.3390/toxins6020430
5. Baard V, Bakare OO, Daniel AI, Nkomo M. Biocontrol Potential of *Bacillus subtilis* and *Bacillus tequilensis* against Four *Fusarium* Species. *Pathogens*. 2023;12(2):254–267. <https://doi.org/10.3390/pathogens12020254>
6. Bani M, Pérez-de-Luque A, Rubiales D, Rispaill N. Physical and Chemical Barriers in Root Tissues Contribute to Quantitative Resistance to *Fusarium*



- oxysporum f. sp. pisi in Pea. *Front Plant Sci.* 2018;9:199–215. DOI: 10.3389/fpls.2018.00199
7. Baumgardt M, Grudzinska-Sterno M, Djurle A. Mycotoxin producing *Fusarium* species in oats during the growing season. *Cereal Research Communications.* 2008;36:473–475.
 8. Beev G, Denev S, Pavlov D. Occurrence and distribution of *Fusarium* species in wheat grain. *Agricultural science and technology.* 2011;3(2):165–168.
 9. Bhagat N, Magotra S, Gupta R, Sharma S. Invasion and Colonization of Pathogenic *Fusarium oxysporum* R1 in *Crocus sativus* L. during Corm Rot Disease Progression. *J Fungi.* 2022;8(12):1–23. DOI: 10.3390/jof8121246
 10. Booth C. The genus *Fusarium*. Wallingford, UK. C.A.B. International. 1971:237.
 11. Brizuela AM, Lalak-Kańczugowska J, Koczyk G, Stepień Ł. Geographical Origin Does Not Modulate Pathogenicity or Response to Climatic Variables of *Fusarium oxysporum* Associated with Vascular Wilt on Asparagus. *J Fungi.* 2021;7(12):1–14. <https://doi.org/10.3390/jof7121056>
 12. Brown DW, Butchko RA, Busman M, Proctor RH. Identification of gene clusters associated with fusaric acid, fusarin, and perithecial pigment production in *Fusarium verticillioides*. *Fungal Genet Biol.* 2012;49(7):521–532. DOI: 10.1016/j.fgb.2012.05.010
 13. Bucheli TD, Wettstein FE, Hartmann N, Erbs M. *Fusarium* mycotoxins: overlooked aquatic micropollutants? *Agric Food Chem.* 2008;56(3):1029–1034. DOI: 10.1021/jf073082k
 14. Burel C, Tanguy C, Guerre P. Effect of low dose of fumonisins on pig health: Immune status, intestinal microbiota and sensitivity to *Salmonella*. *Toxins.* 2013;5(4):841–864. DOI: 10.3390/toxins5040841
 15. Burgess LW, Summerell BA. Taxonomy of *Fusarium*: *Fusarium armeniacum* stat & comb. Nov. *Mycotaxon.* 2000;75:347–348.
 16. Cha S-D, Jeon Y-J, Ahn G-R, Han JI. Characterization of *Fusarium oxysporum* Isolated from Paprika in Korea. *Mycobiology.* 2007;35(2):91–96. DOI: 10.4489/MYCO.2007.35.2.091
 17. Chandra Nayaka S, Niranjana SR, Uday Shankar AC, Niranjana Raj S. Seed bio-priming with novel strain of *Trichoderma harzianum* for the control of toxigenic *Fusarium verticillioides* and fumonisins in maize. *Arch Phytopathol and Plant Protect.* 2010;43:264–282. <https://doi.org/10.1080/03235400701803879>
 18. Chilaka CA, De Boevre M, Atanda OO, Saeger SD. The status of *Fusarium* mycotoxins in Sub-Saharan Africa: a review of emerging trends and post-harvest mitigation strategies towards food control. *Toxins.* 2017;9(1):19–55. <https://doi.org/10.3390/toxins9010019>
 19. Corallo AB, del Palacio A, Oliver M, Tiscornia S. *Fusarium* species and mycotoxins associated with sorghum grains in Uruguay. *Toxins.* 2023;15(8):1–12. DOI: 10.3390/toxins15080484
 20. Desjardins AE, Proctor RH. Molecular biology of *Fusarium* mycotoxins. *Int J Food Microbiol.* 2007;119(1–2):47–50. DOI: 10.1016/j.ijfoodmicro.2007.07.024



21. Dill-Macky R, Jones RK. The effect of previous crop residues and tillage on Fusarium head blight of wheat. *Plant Disease*. 2000;84(1):71–76. DOI: 10.1094/PDIS.2000.84.1.71
22. Dong D, Li M, Zhang T, Niu Z. Antagonistic Activity of *Streptomyces alfalfae* 11F against Fusarium Wilt of Watermelon and Transcriptome Analysis Provides Insights into the Synthesis of Phenazine-1-Carboxamide. *Plants*. 2023;12(22):3796–3811. <https://doi.org/10.3390/plants12223796>
23. Dong Y, Xia X, Ahmad D, Wang Y. Investigating the Resistance Mechanism of Wheat Varieties to Fusarium Head Blight Using Comparative Metabolomics. *Int J Mol Sci*. 2023;24(4):3214–3233. <https://doi.org/10.3390/ijms24043214>
24. Geiser M, Schürch S, Gehr P. Influence of surface chemistry and topography of particles on their immersion into the lung's surface-lining layer. *J Appl Physiol*. 2003;94(5):1793–1801. DOI: 10.1152/jappphysiol.00514.2002
25. Górna K, Pawłowicz I, Waśkiewicz A, Stępień Ł. Fusarium proliferatum Strains Change Fumonisin Biosynthesis and Accumulation When Exposed to Host Plant Extracts. *Fungal Biol*. 2016;120(6–7):884–893. DOI: 10.1016/j.funbio.2016.04.004
26. Gräfenhan T, Schroers H-J, Nirenberg HI, Seifert KA. An overview of the taxonomy, phylogeny, and typification of nectriaceous fungi in *Cosmospora*, *Acremonium*, *Fusarium*, *Stilbella*, and *Volutella*. *Studies in Mycology*. 2011; 68:79–113. DOI: 10.3114/sim.2011.68.04
27. Hallen HE, Huebner M, Shiu S-H, Güldener U. Gene development in *Fusarium graminearum*, with particular emphasis on ion transport proteins // *Fungal Genet Biol*. 2007;44(11):1146–1156. DOI: 10.1016/j.fgb.2007.04.007
28. Harish J, Jambhulkar PP, Bajpai R, Arya M. Morphological characterization, pathogenicity screening, and molecular identification of *Fusarium* spp. isolates causing post-flowering stalk rot in maize. *Front Microbiol*. 2023;14:1–16. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2023.1121781>
29. Harris LJ, Balcerzak M, Johnston A, Schneiderman D. Host-preferential *Fusarium graminearum* gene expression during infection of wheat, barley, and maize fungal. *Fungal Biol*. 2016;120(1):111–123. DOI: 10.1016/j.funbio.2015.10.010
30. Imathiu SI, Edwards SG, Ray RV, Back MA. *Fusarium langsethiae* – a HT-2 and T-2 Toxins Producer that Needs More Attention. *J. Phytopathol*. 2013;161:1–10. DOI: 10.1111/jph.12036
31. Jestoi M. Emerging fusarium-mycotoxins fusaproliferin, beauvericin, enniatins, and moniliformin. *Crit Rev Food Sci Nutr*. 2008;48(1):21–49. DOI: 10.1080/10408390601062021
32. Kikot GE, Hours RA, Alconada TM. Contribution of Cell Wall Degrading Enzymes to Pathogenesis of *Fusarium graminearum*: a Review. *Basic Microbiol*. 2009;49(3):231–241. DOI: 10.1002/jobm.200800231
33. Kurian SM, Lichius A, Read ND. Ca²⁺ Signalling Differentially Regulates Germ-Tube Formation and Cell Fusion in *Fusarium oxysporum*. *J Fungi*. 2022;8(1):1–15. DOI: 10.3390/jof8010090



34. Kurt B, Farnleitner A, Mach RL. Novel Methods for the Quantification of Pathogenic Fungi in Crop Plants: Quantitative PCR and ELISA Accurately Determine Fusarium Biomass. *Plant Pathology*. InTech. 2012:203–218. DOI: 10.5772/30240
35. Lin C, Feng X-I, Liu Y, Li Z-C. Bioinformatic Analysis of Secondary Metabolite Biosynthetic Potential in Pathogenic Fusarium. *Journal JoF*. 2023;9(8):1–33. DOI: 10.3390/jof9080850
36. Ma L-J, Geiser DM, Proctor RH, Rooney AP. Fusarium pathogenomics. *Annu Rev Microbiol*. 2013;67:399–416. DOI: 10.1146/annurev-micro-092412-155650
37. Manikandan K, Shanmugam V, Kavi Sidharthan V, Saha P. Characterization of field isolates of Fusarium spp. from eggplant in India for species complexity and virulence. *Microb Pathog*. 2023;67(1):399–416. DOI: 10.1016/j.micpath.2023.106472
38. Mutambuki K, Likhayo P. Efficacy of different hermetic bag storage technologies against insect pests and aflatoxin incidence in stored maize grain. *J Bull Entomol Res*. 2021;111(4):499 – 510. DOI: 10.1017/S0007485321000213
39. Nelson PE. History of Fusarium systematics. *Phytopathology*. 1991;81(9):1045–1048.
40. Nirenberg HI, O'Donnell K. New Fusarium species and combinations within the *Gibberella fujikuroi* species complex. *Mycologia*. 1998;90(3):434–458. DOI: 10.2307/3761403
41. Omar I, O'Neill TM, Rossall S. Biological control of Fusarium crown and root rot of tomato with antagonistic bacteria and integrated control when combined within the fungicide carbendazim. *Plant Pathol*. 2005;55(1):92–99. DOI: 10.1111/j.1365-3059.2005.01315.x
42. Omotayo OP, Babalola OO. Fusarium verticillioides of maize plant: Potentials of propitious phytomicrobiome as biocontrol agents. *Front Fungal Biol*. 2003;4:1–12. DOI: 10.3389/ffunb.2023.1095765
43. Owens RC, Ambrose PG. Antimicrobial safety: focus on fluoroquinolones. *Clin Infect Dis*. 2005;2:144–157. DOI: 10.1086/428055
44. Parry DW, Jenkinson P, McLeod L. Fusarium ear blight (scab) in small grain cereals – a review. *Plant Pathol*. 1995;44(2):207–238. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.1995.tb02773.x>
45. Pekkarinen A, Mannonen L, Jones BL, Niku-Paavola ML. Production of Proteases by Fusarium Species Grown on Barley Grains and in Media Containing Cereal Proteins. *J. Cereal Sci*. 2000;31(3):253–261. DOI: 10.1006/jcrs.2000.0305
46. Perincherry L, Urbaniak M, Pawłowicz I, Kotowska K. Dynamics of Fusarium Mycotoxins and Lytic Enzymes during Pea Plants' Infection. *Int J Mol Sci*. 2021;22(18):9888–9908. <https://doi.org/10.3390/ijms22189888>
47. Pettitt T, Xu X, Parry D. Association of Fusarium species in the wheat stem rot complex. *Eur J Plant Pathol*. 2003;109(7):769–774. DOI: 10.1023/A:1026042711064



48. Pongpisutta R, Keawmanee P, Sanguansub S, Dokchan P. Comprehensive Investigation of Die-Back Disease Caused by *Fusarium* in Durian. *Plants*. 2023;12(17):1–19. <https://doi.org/10.3390/plants12173045>
49. Ruiz-Herrera J, Ortiz-Castellanos L. Analysis of the phylogenetic relationships and evolution of the cell walls from yeasts and fungi. *FEMS Yeast Res*. 2010;10(3):225–243. <https://doi.org/10.1111/j.1567-1364.2009.00589.x>
50. Shen C-M, Hu Y-C, Sun H-Y, Li W. Distribution of trichothecene chemotypes of the *Fusarium graminearum* species complex in major winter wheat production areas of China. *Plant Dis*. 2012;96(8):1172–1178. DOI: 10.1094/PDIS-11-11-0974-RE
51. Stępień Ł. Plant-Pathogenic *Fusarium* species. *J Fungi*. 2023;9(1):1–3. <https://doi.org/10.3390/jof9010013>
52. Summerell BA, Sallen B, Leslie JF. Utilitarian Approach to *Fusarium* Identification. *Plant Dis*. 2023;87(2):117–128. DOI: 10.1094/PDIS.2003.87.2.117
53. Svoboda T, Parich A, Güldener U, Schöffbeck D. Biochemical Characterization of the *Fusarium graminearum* Candidate ACC-Deaminases and Virulence Testing of Knockout Mutant Strains. *Front Plant Sci*. 2019;10:1–17. DOI: 10.3389/fpls.2019.01072
54. The *Fusarium* Laboratory Manual. Ed. JF Leslie, BA Summerell. Blackwell Publishing Hoboken. 2006:368. DOI: 10.1002/9780470278376
55. Trang MT, Ameye M, Landschoot S, Devlieghere F. Molecular Insights into Defense Responses of Vietnamese Maize Varieties to *Fusarium verticillioides* Isolates. *J Fungi*. 2021;7(9):1–13. DOI: 10.3390/jof7090724
56. Upadhyay PK, Dey A, Singh VK, Dwivedi BS. Conjoint application of nano-urea with conventional fertilizers: An energy efficient and environmentally robust approach for sustainable crop production. *PLoS ONE*. 2023;18(7):1–21. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0284009>
57. Waśkiewicz A, Stępień Ł, Wilman K, Kachlicki P. Diversity of pea-associated *F. proliferatum* and *F. verticillioides* populations revealed by FUM1 sequence analysis and fumonisin biosynthesis. *Toxins*. 2013;5(3):488–503. DOI: 10.3390/toxins5030488
58. Williams SB, Murdock LL, Baributsa D. Storage of Maize in Purdue Improved Crop Storage (PICS) Bags. *PLoS ONE*. 2017;12(1):1–12. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0168624>
59. Witaszak N, Lalak-Kańczugowska J, Waśkiewicz A, Stępień Ł. The Impacts of Asparagus Extract Fractions on Growth and Fumonisins Biosynthesis in *Fusarium Proliferatum*. *Toxins*. 2020;12(2):95–109. <https://doi.org/10.3390/toxins12020095>
60. Xu EY, Bi X, Holland MJ, Gottschling DE, Broach JR. Mutations in the nucleosome core enhance transcriptional silencing. *Mol Cell Biol*. 2005;25(5):1846–1859. DOI: 10.1128/MCB.25.5.1846-1859.2005
61. Yates IE, Widstrom NW, Bacon CW, Glenn A. Field performance of maize grown from *Fusarium verticillioides* – inoculated seed. *Mycopathologia*. 2005;159(1):65–73. DOI: 10.1007/s11046-004-8402-9
62. Yazar S, Omurtag GZ. Fumonisins, Trichothecenes and Zearalenone in Cereals. *Int J Mol Sci*. 2008;9(11):2062–2090. DOI: 10.3390/ijms9112062



63. Zhang X-X, Sun H-Y, Shen C-M, Li W. Survey of *Fusarium* spp. causing wheat crown rot in major winter wheat growing regions of China. *Plant Dis.* 2015;99(11):1610–1615. DOI: 10.1094/PDIS-04-14-0422-RE
64. Zinedine A, Soriano JM, Molto JC, Mañes J. Review on the toxicity, occurrence, metabolism, detoxification, regulations and intake of zearalenone: an oestrogenic mycotoxin. *Food Chem Toxicol.* 2007;45(1):1–18. DOI: 10.1016/j.fct.2006.07.030
65. <https://agrosfera.ua/ua/articles/Kovarnyy%20fuzarioz%20kolosa>
66. <https://latifundist.com>
67. <https://meteopost.com/weather/climate/>
68. <https://www.ukrinform.ua/rubric-economy/>

Стаття надійшла до редакції 11.12.2023 р.

