

УДК 582.282

И.Н. Курченко, Е.С. Цыганенко

Институт микробиологии и вирусологии имени Д.К. Заболотного НАН Украины, ул. Академика Заболотного, 154, Киев ГСП, Д 03680, Украина, тел.: +38 (044) 526 11 89, e-mail: irinakurchenko@ukr.net

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА КОМПЛЕКСА ТРИХОТЕЦЕНОВЫХ МИКОТОКСИНОВ ШТАММОВ *FUSARIUM ROAE* (РЕСК) WOLLENW. РАЗНЫХ ТРОФИЧЕСКИХ ГРУПП

Целью исследования было сравнительное изучение способности к синтезу токсинов трихотеценовой природы у 15 штаммов *Fusarium roae* различных трофических групп: 5 почвенных, 5 фитопатогенных и 5 эндофитных штаммов. **Методы.** В работе использованы стандартные методы выделения и идентификации микотоксинов, тонкослойная хроматография. **Результаты.** Т-2 токсин выявлен у 4 почвенных, 3 фитопатогенных и 2 эндофитных штаммов *F. roae*. Установлено, что в целом его содержание максимально у почвенных штаммов и достигает $188,8 \pm 32,2$ мкг/л, ниже – у фитопатогенных и еще ниже – у эндофитных штаммов. Содержание НТ-2 токсина и Т-2 тетраола выше у почвенных, чем у фитопатогенных и эндофитных штаммов, а Т-2 триола – выше у фитопатогенов, чем у почвенных штаммов. Т-2 триол выявлен лишь у одного из эндофитных штаммов. Неосоляниол продуцируют 3 почвенных и 2 фитопатогенных штамма, однако не синтезируют эндофитные штаммы. **Выводы.** Таким образом, показано, что эндофиты *F. roae* продуцируют значительно меньше трихотеценовых микотоксинов, чем штаммы этого вида из других трофических групп. Эта физиологическая особенность, по-видимому, позволяет им мутуалистически сосуществовать с растениями.

Ключевые слова: *Fusarium roae*, Т-2 токсин, НТ-2 токсин, Т-2 тетраол, Т-2 триол, неосоляниол.

Вид *Fusarium roae* (Pesch) Wollenw. обычно распространен в регионах с умеренным климатом. Он является возбудителем корневых и стеблевых гнилей разных культур, а также входит в комплекс фитопатогенов, вызывающих фузариозы зерновых [4, 5, 9].

Известно, что грибы рода *Fusarium* продуцируют ряд биологически активных веществ, в том числе и микотоксинов преимущественно трихотеценовой природы [4, 5, 7]. Трихотеценовые микотоксины – широко распространенная и изученная группа метаболитов грибов, с которой связано и проявление фитопатогенных свойств этого гриба [9]. Наи-

© И.Н. Курченко, Е.С. Цыганенко, 2013



более характерными для *F. roae* являются неосоляниол, ниваленол, диацетоксисцирпенол, моноацетилсцирпенол, сцирпенол, фузаренон-Х, Т-2, НТ-2 и ацетил Т-2 токсины, фузарин С, бутенолид, аурофузарин [4, 7, 9]. Внимание исследователей было сосредоточено в основном на изучении спектра токсинов фитопатогенных видов рода *Fusarium*, которые поражали зерно, а его употребление в качестве корма приводило к тяжелым токсикозам животных и человека, а также видов, которые сохранялись в почве как потенциальные источники инфекции растений [4, 5, 9]. Сравнительное изучение способности к образованию токсинов штаммами *F. roae*, выделенными из разных трофических групп, до настоящего времени не проводилось. Микотоксины являются одним из факторов патогенности микроскопических грибов, поэтому важное значение имеет определение роли этих веществ в сосуществовании растений и микроскопических грибов.

Целью данной работы было сравнительное изучение способности к образованию ряда токсинов трихотеценовой природы у почвенных, фитопатогенных и эндофитных штаммов *F. roae*.

Материалы и методы

Объектами исследования были выделенные из разных местообитаний 15 штаммов *F. roae*, которые поддерживаются в коллекции культур микроскопических грибов отдела физиологии и систематики микромицетов Института микробиологии и вирусологии им. Д.К. Заболотного НАН Украины. Почвенные штаммы *F. roae* были выделены из лесной почвы в Киевской обл.: 50660, 50699 из почвы под липой, 50700, 50702 из почвы под ивой, 50705 из почвы под орешником. Фитопатогенные штаммы были изолированы также в Киевской обл.: 50674, 50673, 50675 из зерна пшеницы, 50697 из семян эхинацеи, 50701 из стеблей льна. Эндофиты выделяли из разных органов болотных растений: 50685 из корней клюквы, Житомирская обл., 50686 из листьев сабельника, Ровенская обл., 50688 из листьев клюквы, Житомирская обл., 50689 из стеблей сабельника, Ровенская обл., 50692 из корней тростника, Ровенская обл.

Посевным материалом служила стандартизованная (1×10^6 конидий/мл) суспензия 10-дневной культуры каждого из штаммов *F. roae*, которую вносили в количестве 10% к объему среды культивирования. Грибы выращивали в колбах Эрленмейера объемом 0,75 л, которые содержали 0,1 л стандартной среды Чапека. Культивирование осуществляли в стационарных условиях при температуре 27 ± 1 °С в течение 21 суток [1]. Биомассу грибов с культуральной жидкостью фильтровали через бумажные фильтры («синяя лента») с последующим пропусканием через мембранные фильтры «Millipore» (Германия) с диаметром пор 0,4 мкм [1, 3].

Культуральные фильтраты трижды в течение 15 мин экстрагировали хлороформом в соотношении 1 : 5 для получения препаратов микоток-



синов. Полученные экстракты объединяли и упаривали под сниженным давлением с использованием роторного испарителя «Rotadest» (Венгрия) при температуре 45 °С. Полученный маслянистый осадок предварительно очищали от неполярных липидных (трехкратная экстракция н-гексаном), белковых (осаждение 10%-ным раствором уксуснокислого свинца) и пигментных примесей (на колонке «БАУ-1» с активированным углем и подвижной фазой — метанолом) [3]. Для устранения остаточной влаги фильтрат пропускали через колонку с безводным сульфатом натрия и упаривали на роторном испарителе. Сухой остаток растворяли в 1 мл ацетона и полученный раствор микотоксинов разделяли методом хроматографирования.

На пластину «Silufol» (Чехия) размером 15×15 см наносили различные количества стандартных растворов Т-2 токсина, НТ-2 токсина, Т-2 триола, Т-2 тетраола и неосоляниола (1,0; 2,5; 5,0 и 10,0 мкг) и раствор смеси микотоксинов в объемах 5 и 10 мл. Разгонку осуществляли в хроматографической камере, используя систему растворителей хлороформ : метанол (97 : 3) [3]. После разгонки пластины просушивали в токе воздуха и помещали на 30 мин в сушильный шкаф при температуре 120 °С. Визуализацию пятен микотоксинов осуществляли с помощью 3%-ного раствора 4-(*p*-нитробензил)пиридина в ацетоне [10] с последующим опрыскиванием концентрированным раствором аммиака.

Количественную оценку содержания отдельных микотоксинов проводили путем сравнения интенсивности окраски пятен опытного и стандартного образцов [3, 10, 12].

Полученные результаты были обработаны статистически (средние значения, ошибки средних, средние квадратичные отклонения для $n=9$ при уровне значимости $P \geq 0,95$), проанализированы с применением пакета STATISTICA 6.0 и Microsoft Excel. Для определения различий между средними значениями был использован критерий Стьюдента для $n=9$ $t_{0,95}=2,262$.

Результаты и обсуждение

В предварительных исследованиях при помощи хроматографического анализа показано, что спектр определяемых микотоксинов изученных штаммов *F. roae* представлен Т-2, НТ-2 токсинами, Т-2 триолом, Т-2 тетраолом и неосоляниолом. При этом установлены различия как на уровне отдельных штаммов, так и в пределах разных трофических групп.

В дальнейших исследованиях установлено, что в целом содержание базового Т-2 токсина было максимальным у почвенных штаммов и достигало $188,8 \pm 32,2$ мкг/л (табл.). Штамм *F. roae* 50660 образовывал следовые количества этого токсина, а штамм 50700 — достоверно меньшие количества $84,9 \pm 11,4$ мкг/л (значения критерия Стьюдента составили $t_{0,95} = 3,19$ и $t_{0,95} = 3,04$, что было больше табличного значения $t_{0,95} = 2,262$). Содержание НТ-2 токсина у штаммов из почвы варьировало от



28,3±3,9 до 186,6±22,1 мкг/л. Максимальное содержание НТ-2 токсина у штамма 50660 достоверно отличалось от таковых штаммов 50699, 50700, 50702, 50705 этой группы ($t_{0,95} = 6,27; 5,8; 7,05$ и $4,76$ соответственно). Т-2 триол обнаружен у трех штаммов, его содержание у штамма 50699 (24,8±6,2 мкг/л) было достоверно выше, чем у 50700 и 50705 ($t_{0,95} = 3,59; 2,84$).

Максимальное содержание Т-2 тетраола отмечено у почвенного штамма 50660 — 204,5±14,9 мкг/л, что достоверно выше, чем у штаммов 50699, 50700, 50702, 50705 ($t_{0,95} = 2,47; 2,52; 10,57$ и $11,98$), у штаммов 50699 и 50700 — в 1,4–1,6 раза ниже ($t_{0,95} = 5,6; 6,37; 3,97$ и $4,49$) и в 6,9 и 10,5 раз ниже у штаммов 50702 и 50705 соответственно.

Наличие неосоляниола установлено у трех из пяти почвенных штаммов. Различия в его содержании между штаммами было не достоверным.

Т-2 токсин выявлен у трех из пяти изученных фитопатогенных штаммов *F. roae*, его содержание значительно ниже, чем у штаммов, выделенных из почвы (табл.). Содержание НТ-2 токсина значительно больше у штамма 50674 (142,7±13,4 мкг/л), чем у штаммов 50673 и 50675, несмотря на то, что все они выделены из зерна пшеницы ($t_{0,95} = 9,52$ и $9,27$). Оно также выше, чем у штаммов 50697 и 50701, выделенных из семян эхинацеи и стебля льна соответственно ($t_{0,95} = 4,46$ и $6,14$). Следует отметить, что эти штаммы также достоверно различались по содержанию НТ-2 токсина ($t_{0,95} = 5,83; 8,47; 5,47$ и $8,16$). Как и почвенные штаммы, Т-2 триол образовывали три фитопатогенных штамма, а его содержание у штамма 50673, изолированного из зерна пшеницы, составляло 39,6±9,1 мкг/л, что в 2,2–2,8 раза выше, чем у двух других ($t_{0,95} = 2,28$ и $2,59$).

Содержание Т-2 тетраола у фитопатогенных штаммов *F. roae*, как и в случае почвенных, значительно варьировало. Так, максимальный уровень этого токсина, как и НТ-2 токсина, характерен для штамма 50674 (191,8±16,2 мкг/л). Его содержание ниже у штамма 50675, а также значительно (в 11,5 раза) ниже у штамма 50673 ($t_{0,95} = 10,7$) и в 2,3 раза ниже — у штамма 50697 ($t_{0,95} = 4,7$). Наличие неосоляниола отмечено лишь у двух фитопатогенных штаммов. Содержание этого токсина достоверно выше в 2,4 раза ($t_{0,95} = 6,39$) у штамма 50673, чем у 50697 (табл.).

Наличие Т-2 токсина отмечено у 2 из 5 эндофитных штаммов *F. roae* (табл.). Следует подчеркнуть, что его содержание у эндофитов практически такое же, как у фитопатогенов и значительно ниже, чем у почвенных штаммов. Все изученные штаммы эндофитов образовывали НТ-2 токсин. Максимальное его содержание характерно для штамма 50686 — эндофита из листа сабельника (100,6±11,1 мкг/л), несколько ниже — у штаммов 50685 (корень клюквы) и 50689 (лист сабельника). У эндофитного штамма 50688, выделенного из листа клюквы ($t_{0,95} = 3,45$), и штамма 50692 — из корня тростника ($t_{0,95} = 7,37$), содержание НТ-2 токсина достоверно ниже (табл.).



Содержание микотоксинов (мкг/л) в культуральных фильтратах штаммов *Fusarium poae*Mycotoxin content ($\mu\text{g/l}$) in the culture filtrates of *Fusarium poae* strains

Штамм <i>F. poae</i>	T-2 токсин	HT-2 токсин	T-2 триол	T-2 тетраол	Неосоляниол
Почвенные					
50660	следы	186,6 \pm 22,1	—	204,5 \pm 14,9	—
50699	112,4 \pm 19,6	42,6 \pm 6,3	24,8 \pm 6,2	144,4 \pm 19,2	43,9 \pm 12,9
50700	84,9 \pm 11,4	40,0 \pm 12,3	8,6 \pm 0,8	131,8 \pm 24,7	28,2 \pm 4,4
50702	157,3 \pm 19,6	28,3 \pm 3,9	—	29,6 \pm 7,2	40,1 \pm 6,2
50705	188,8 \pm 32,2	66,1 \pm 12,3	6,9 \pm 1,1	19,4 \pm 4,1	—
Фитопатогены					
50674	следы	142,7 \pm 13,4	—	191,8 \pm 16,2	—
50673	36,6 \pm 8,4	12,8 \pm 2,6	39,6 \pm 9,1	16,7 \pm 2,3	29,8 \pm 2,3
50675	29,6 \pm 9,9	17,3 \pm 1,8	—	145,8 \pm 23,6	—
50697	следы	69,7 \pm 9,4	18,3 \pm 2,1	83,4 \pm 16,4	12,6 \pm 1,4
50701	14,4 \pm 7,7	56,1 \pm 4,4	14,2 \pm 3,7	—	—
Эндоефиты					
50685	следы	81,3 \pm 5,8	—	188,7 \pm 17,3	—
50686	следы	100,6 \pm 11,1	—	119,3 \pm 23,4	—
50688	16,4 \pm 1,7	54,2 \pm 7,6	—	93,2 \pm 19,7	—
50689	следы	79,5 \pm 6,9	19,2 \pm 2,4	110,2 \pm 27,2	—
50692	28,7 \pm 7,2	16,9 \pm 2,4	—	32,7 \pm 3,1	—

Примечание: «—» — токсин не обнаружен; «следы» — следовые количества T-2 токсина обнаруживаются после нанесения на пластину не менее 20 мкл анализируемой смеси.

Изученные эндоефитные штаммы не синтезировали неосоляниол, а наличие T-2 триола зафиксировано лишь у одного из штаммов, причем его содержание ниже, чем у почвенных штаммов и фитопатогенов (табл.). Содержание T-2 тетраола максимально у штамма-эндоефита 50685 и достигало 188,7 \pm 17,3 мкг/л, что превышало в 1,6–2 раза показатели штаммов 50686, 50688 и 50689 ($t_{0,95} = 2,38; 3,64$ и $2,44$, соответственно) и в 5,8 раза — для 50692 ($t_{0,95} = 8,88$). Причем штамм 50692 образовывал достоверно меньше этого токсина по сравнению с другими изученными эндоефитами (табл.).



Известно, что штаммы *F. poae* имеют низкий токсигенный потенциал, образуя 80 мкг/л диацетоксисцирпенола и 240 мкг/л Т-2 токсина [4]. Для изученных штаммов *F. poae* характерно незначительное содержание трихотеценов по сравнению с другими видами рода *Fusarium*. Так, для штамма *F. solani* М-1-1 установлено, что максимум образования им Т-2 токсина и неосоляниола в условиях глубинного культивирования наблюдается на 5-е сутки и достигает 20 и 7 мг/л, соответственно [11]. При этом содержание этих токсинов увеличивается с возрастанием концентрации глюкозы в среде. Так, при концентрации глюкозы 1% в среде оно составляет 13,5 мг/л Т-2 токсина и 2,25 мг/л неосоляниола, а при концентрации глюкозы 5% содержание токсинов увеличивается до 35 и 7,5 мг/л, соответственно. Такие уровни образования Т-2 токсина штаммом *F. solani* на один — три порядка превышают полученные нами величины для *F. poae*, а в случае неосоляниола его незначительное содержание обнаружено у 5 из 15 изученных нами штаммов, а эндофиты вообще не синтезировали этот микотоксин.

Интересно проследить динамику содержания Т-2 токсина и других его метаболитов у представителей разных трофических групп. Обращает на себя внимание низкое, а иногда и следовое содержание Т-2 токсина у отдельных штаммов: почвенного 50660 и фитопатогенов 50674, 50675. Эта закономерность в большей степени выражена у эндофитов (за исключением штамма 50692). Как правило, следовые количества этого токсина коррелируют с высоким содержанием НТ-2 токсина и Т-2 тетраола — основных метаболитов базового микотоксина [7, 12], что показано и нами. Этот факт может свидетельствовать о высокой активности ферментов, метаболизирующих Т-2 токсин в менее токсичные вещества и может рассматриваться как защитный механизм штаммов-продуцентов от собственных токсичных веществ. Некоторые исследователи объясняют этим способность грибов к образованию близких по структуре семейств вторичных метаболитов, существенно различающихся по биологической активности [6].

Содержание Т-2 триола выше у фитопатогенных штаммов, а среди эндофитов этот токсин обнаруживался лишь у одного штамма. Неосоляниол, который не так часто обнаруживается у штаммов *F. poae* [5, 9], в наших исследованиях выявлен у 3 из 5 почвенных штаммов, 2 из 5 — фитопатогенных и вовсе не выявлен у эндофитных.

Нами установлено, что содержание исследованных трихотеценовых токсинов, за исключением Т-2 триола, выше у исследованных почвенных штаммов, чем у фитопатогенов и эндофитов. Этот факт можно объяснить биологическими особенностями грибов рода *Fusarium*, которые не являются облигатными биотрофами, а чаще обитают в почве как сапрофиты или являются факультативными паразитами [5, 6, 9]. В частности вид *F. poae* выделяется из разных типов почв и входит в состав комплекса видов, вызывающих фузариоз колоса. Поэтому, по-видимому, для слабых



патогенов биологически целесообразным является не «убить» растение-хозяин сразу с помощью высоко активных ферментов и токсинов, а обеспечить себе длительное существование в живом растении, используя, к примеру, механизм трансформации более токсичного Т-2 токсина в его менее токсичные производные. Почвенные изоляты выполняют функцию редуцентов и разлагают растительные и другие остатки, однако в данном случае возрастает конкуренция за источники питания с другими микро-сапротрофами, что в конечном итоге может приводить к образованию грибом спектра токсичных метаболитов [2]. С этим экологическим фактом согласуются полученные нами данные, подтверждающие более высокую токсичность почвенных штаммов *F. roae*. К сожалению, отсутствуют данные относительно образования эндофитными штаммами *F. roae* микотоксинов трихотеценовой природы. Наши данные свидетельствуют о том, что потенциально эндофитные штаммы *F. roae* могут синтезировать трихотеценовые микотоксины, характерные для рода *Fusarium* в целом. Однако их содержание и качественный состав у этой трофической группы меньше, чем у фитопатогенных и почвенных штаммов. Такая физиологическая особенность может обеспечивать мутуалистическое сосуществование эндофитов с растениями. Следует иметь в виду, что при нарушении этого сбалансированного взаимодействия вследствие действия биотических или абиотических факторов может усиливаться негативное влияние эндофитов на растение [8].

В результате сравнительного изучения способности к образованию ряда токсинов трихотеценовой природы у почвенных, фитопатогенных и эндофитных штаммов *F. roae* Т-2 токсин выявлен у 4 почвенных, 3 фитопатогенных и 2 эндофитных штаммов *F. roae*. В целом его содержание максимально у почвенных штаммов и достигает $188,8 \pm 32,2$ мкг/л (табл.), ниже — у фитопатогенных и еще ниже — у эндофитных штаммов. Содержание Т-2 токсина, НТ-2 токсина и Т-2 тетраола было выше у почвенных, чем у фитопатогенных и эндофитных штаммов. Содержание Т-2 триола выше у фитопатогенов, чем у почвенных штаммов. У эндофитов этот токсин был отмечен лишь у одного штамма. Неосоляниол обнаружен у трех почвенных и двух фитопатогенных штаммов и не синтезировался эндофитами. Эндофиты *F. roae* синтезируют значительно меньше трихотеценовых микотоксинов, чем штаммы этого вида из других трофических групп, что позволяет им мутуалистически сосуществовать с растениями.



І.М. Курченко, К.С. Циганенко

Інститут мікробіології і вірусології імені Д.К. Заболотного НАН України,
вул. Академіка Заболотного, 154, Київ, МСП, Д 03680, Україна,
тел.: +38(044) 526 11 89, e-mail: irinakurchenko@ukr.net

ПОРІВНЯЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА КОМПЛЕКСУ ТРИХОТЕЦЕНОВИХ МІКОТОКСИНІВ ШТАМІВ *FUSARIUM* *POAE* (PECK) WOLLENW. РІЗНИХ ТРОФІЧНИХ ГРУП

Реферат

Метою досліджень було порівняльне вивчення здатності до синтезу токсинів трихотеценової природи у 15 штамів *Fusarium poae* різних трофічних груп: 5 ґрунтових, 5 фітопатогенних та 5 ендofітних штамів. **Методи.** В роботі використані стандартні методи виділення та ідентифікації мікотоксинів, тонкошарова хроматографія. **Результати.** Т-2 токсин виявлено у 4 ґрунтових, 3 фітопатогенних та 2 ендofітних штамів *F. poae*. Встановлено, що в цілому його вміст максимальний у ґрунтових штамів і досягає $188,8 \pm 32,2$ мкг/л, нижче — у фітопатогенних і ще нижче — у ендofітних штамів. Вміст НТ-2 токсину і Т-2 тетраолу вище у ґрунтових, ніж у фітопатогенних і ендofітних штамів, а Т-2 тріолу — вищим у фітопатогенів, ніж у ґрунтових штамів. Т-2 тріол виявлено лише у одного з ендofітів. Неосоляніол продукують 3 ґрунтових і 2 фітопатогенних штами, і не синтезують ендofітні. **Висновки.** Таким чином, показано, що ендofіти *F. poae* продукують значно менше трихотеценових мікотоксинів, ніж штами цього виду з інших трофічних груп. Ця фізіологічна особливість, можливо, дозволяє їм мутуалістично співіснувати з рослинами.

Ключові слова: *Fusarium poae*, Т-2 токсин, НТ-2 токсин, Т-2 тетраол, Т-2 тріол, неосоляніол.

I.M. Kurchenko, K.S. Tsyganenko

Zabolotny Institute of Microbiology and Virology, NASU,
154, Acad. Zabolotny St., Kyiv, GSP, D03680, Ukraine,
tel.: +38(044) 526 11 89, e-mail: irinakurchenko@ukr.net

COMPARATIVE CHARACTERISTIC OF TRICHOTHECENE MYCOTOXIN COMPLEX OF *FUSARIUM POAE* (PECK) WOLLENW. THE STRAINS FROM DIFFERENT TROPHIC GROUPS

Summary

Aim. The main goal of our investigation was a comparative study of the ability to synthesize trichothecene toxins by 15 strains of *Fusarium*



poae from different trophic groups: 5 soil strains, 5 plant pathogenic and 5 endophytic strains. **Methods.** The standard methods of isolation and identification of mycotoxins were used. **Results.** It was established that T-2 toxin was detected for 4 soil strains, 3 plant pathogenic and 2 endophytic strains. It was shown that its content was maximal for soil strains and reached $188.8 \pm 32.2 \mu\text{g/l}$, was lower for plant pathogenic ones and the lowest for endophytic strains. The content of HT-2 toxin and T-2 tetraol was higher for soil strains than plant pathogenic and endophytic ones, and T-2 triol – higher for plant pathogens than soil strains. T-2 triol was observed only for one endophytic strain. Neosolaniol is produced by 3 soil and 2 plant pathogenic strains, but not synthesized by endophytes. **Conclusions.** Thus, it was established that endophytes *F. poae* produce significantly less trichothecene mycotoxins than the strains of this species from other trophic groups. This physiological peculiarity allows them apparently to be in a mutualism with the plants.

Key words: *Fusarium poae*, T-2 toxin, HT-2 toxin, T-2 tetraol, T-2 triol, neosolaniol.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Методы экспериментальной микологии:* Справочник. — Киев: Наук. думка, 1982. — 550 с.
2. *Одум Ю.* Экология: в 2-х т. Пер. с англ. — М.: Мир, Т. 1. — 1986. — 328 с., Т. 2. — 1986. — 376 с.
3. *Оценка загрязнения пищевых продуктов микотоксинами.* Сборник учебно-методических материалов под редакцией В.А. Тутельяна. — Т. 3. — М.: Центр Международных Проектов ГКНТ, 1985. — 299 с.
4. *Bočarov-Stančić A.S., Lević J.T., Stanković S.Z., Krnjaja V.S., Kovačević T.M., Tančić S.L.* The toxigenic potential of *Fusarium poae* originated from wheat // Zbornik Matice srpske za prirodne nauke / Proc. Nat. Sci. — 2007. — № 113. — P. 113–123.
5. *Domsch K.H., Gams W., Anderson T.-H.* Compendium of soil fungi / Second edition. — Eching: IHW-Verlag, 2007. — 672 p.
6. *Maggon K.K., Gupta S.K., Venkatasubramanian T.A.* Biosynthesis of aflatoxins // Bacteriol. Rev. — 1977. — 41, № 4. — P. 822–855.
7. *Medina A., Magan N.* Temperature and water activity effects on production of T-2 and HT-2 by *Fusarium langsethiae* strains from north European countries // Food Microbiology. — 2011. — 28, № 3. — P. 392–398.
8. *Partida-Martínez L.P., Heil M.* The microbe-free plant: fact or artifact? // Front. Plant Sci. — 2011. — 100, № 2. — P. 1–16.
9. *Stenglein S.A.* *Fusarium poae*: a pathogen that needs more attention // J. Plant Pathol. — 2009. — 91, № 1. — P. 25–36.
10. *Takitani S., Asabe Y., Kato T., Suzuki M., Ueno Y.* Spectrodensitometric determination of trichothecene mycotoxins with 4-(p-nitrobenzyl)pyridine



on silica gel thin-layer chromatograms // J. Chromatogr. — 1979. — 172, № 3. — P. 335–342.

11. *Ueno Y., Sawano M., Ishii K.* Production of trichothecene mycotoxins by *Fusarium* species in shake culture // Appl. Microbiol. — 1975. — 30, № 1. — P. 4–9.

12. *Vanek Z., Cudlin J., Blumauerova M.* Physiology and pathophysiology of the production of excessive metabolites // Prague: Inst. Microbiol. CSAV, 1981. — 135 p.

Стаття надійшла до редакції 24.06.2013 р.

