

АНТАГОНІЗМ *BACILLUS THURINGIENSIS* ДО ФІТОПАТОГЕННИХ МІКРОМІЦЕТІВ — ЗБУДНИКІВ ХВОРОБ ЯБЛУНІ

О.В. Шерстобова¹, А.Б. Крижанівський², А.А.Бунас¹

¹ Інститут агроєкології і природокористування НААН
(м. Київ, Україна)

e-mail: ovsher@ukr.net; ORCID: 0000-0001-8239-0847

e-mail: bio-206316@ukr.net; ORCID: 0000-0003-4806-7004

² Інститут прикладної біотехнології БТУ-Центр
(с. Софіївська Борщагівка, Київська обл., Україна)

e-mail: Andrew.506@ukr.net

Мікроорганізми-антагоністи, продукуючи бактерицидні та фунгіцидні речовини, розповсюджуються у просторі та займають різні екологічні ніші. Антагоністичну дію мікроорганізми можуть поєднувати з низкою інших властивостей, які можуть бути використані людиною для своїх цілей. Мікроорганізми — агенти біопрепаратів часто володіють поліфункціональністю дії на компоненти агроєкосистеми, яка за впливу різних чинників навколишнього середовища, здатна мати позитивні і негативні наслідки. Метою роботи було вивчити вплив нових високоактивних ентомопатогенних штамів *Bacillus thuringiensis* на нецільові об'єкти — компоненти біоценозу яблуневого саду. При розробленні технології біоконтроля чисельності шкідливих комах яблуні з використанням *B. thuringiensis* виявили додатковий позитивний захисний ефект — зниження чисельності збудників грибних хвороб на поверхні листків. Оброблення листків яблуні рідкою культурою штаму *B. thuringiensis* 0376 через 72 год після нанесення знижувало чисельність збудника парші *Fusicladium dendriticum* у 7 разів, а збудника моніліозу *Monilia fructigena* — у 9 разів. Штам *B. thuringiensis* 0371 проявив найбільш високий рівень антагонізму, адже *in vitro* повністю пригнічував ріст і розвиток мікроміцетів на поверхні поживного середовища. На листковій поверхні застосування культури штаму 0371 знижувало чисельність *Fusicladium dendriticum* на 92%, а *Monilia fructigena* — на 86% через 72 год після оброблення. У польовому досліді при обробці яблунь культурою цього штаму на 7,1% знижувався розвиток парші. Штам *B. thuringiensis* 787 не виявив антагонізму щодо фітопатогенних мікроміцетів при культивуванні на поживному середовищі, що може пояснюватись його нездатністю продукувати водорозчинний екзотоксин, на відміну від штамів *B. thuringiensis*, що є антагоністами збудників парші та моніліозу яблуні. Штам *B. thuringiensis* 0371 потребує подальшого дослідження і розробки його препаративних форм, адже є найбільш перспективним для створення комплексного біопрепарату з інсектофунгіцидними властивостями для застосування в екологічно безпечних агротехнологіях.

Ключові слова: антагонізм, *Bacillus thuringiensis*, фітопатогенні мікроміцети, біо-захист, яблуня.

ВСТУП

За останній час у галузі землеробства та сільськогосподарського виробництва виникли небезпечні, екологічно-загрозливі тенденції, серед яких зниження родючості ґрунтів, зниження відсотка врожаю за рахунок дії шкідників, збудників хвороб, рудерально-сегетальної фітобіоти, екологіч-

не неблагополуччя агроландшафтів, забруднення викликане їх антропогенним впливом, у т. ч. й хімікатами, що призводить до зниження якості сільськогосподарської продукції. В умовах сьогодення стає очевидним, що запобіжні заходи щодо охорони природних ресурсів та їх використання не відповідають наявним запитам і не спроможні вирішити проблему збереження екологічного стану навколишнього середовища.

Багаторічна практика застосування хімічних пестицидів свідчить, що більшість із них є токсикантами широкого спектра дії. Пестициди можуть накопичуватися і циркулювати в навколишньому середовищі, порушувати природні біоценози, завдавати шкоди корисним видам тварин, впливати на стан здоров'я людини, створювати потенційну загрозу віддалених негативних наслідків [1; 2].

Не зважаючи на очевидні переваги хімічних пестицидів (найголовніша — швидке і високоефективне зниження чисельності шкідливих видів комах), група цих речовин володіє істотними недоліками. А саме, накопичення залишків хімікатів у сільськогосподарській продукції, забруднення навколишнього середовища (водойм, ґрунту, повітря), загибель нецільових об'єктів впливу (корисних комах, риб, птахів) та ін. Найбільш приваблива альтернатива хімічним пестицидам — біологічні засоби захисту рослин на основі природних агентів (ентомофаги, гербіфаги і мікроорганізми), які у природних біоценозах здатні регулювати чисельність фітофагів, збудників хвороб рослин, бур'янів.

Основною перевагою застосування біологічних препаратів для захисту рослин є той факт, що агенти біопрепаратів є безпечними для навколишнього середовища, тому що вони є компонентами природних біоценозів, а їхня економічна неконкурентоспроможність може бути виправдана відсутністю віддалених негативних наслідків, які має повсюдне застосування хімічних пестицидів [3].

АНАЛІЗ ОСТАННІХ ДОСЛІДЖЕНЬ І ПУБЛІКАЦІЙ

Останніми роками агропромисловість багато уваги приділяють засобам захисту яблунь від фітопатогенних мікроміцетів, які викликають паршу, борошнисту росу, моніліоз. Доречно зазначити, що в світі над подоланням вище названих захворювань плодів дерев та кущів працює величезна кількість вчених фітопатологів, мікробіологів, агрономів як державних, так і приватних організацій.

Найбільшою шкодою плодам, листкам, квітам та зав'язі яблуні завдає парша. Збудник парші яблуні — *Fusicladium dendriticum* (Warb.) Fuck., котрий на вегетативних та генеративних органах рослини знаходиться в конідіальній стадії; на опалому листі в осінньо-зимовий період визначається сумчаста стадія мікроміцету *Verturia inaequalis* (Cooke) Wint. [4]. Відповідно до спостережень агрогосподарств, витрати на боротьбу з паршею становлять приблизно 70% від загальної суми витрат на загальний захист саду.

Ще однією поширеною хворобою яблуні, яка спричиняє плодову гниль є моніліоз (збудник *Monilia fructigena* Fr.). За поширеністю моніліоз прирівнюється до парші яблуні, а по шкодочинності в багатьох випадках перевершує її (викликає 60–70% втрат врожаю) [5; 6].

Необхідність захисту плодів дерев від хвороб та шкідників є безальтернативною, позитивним є те, що з кожним роком дедалі поширеним стає застосування біопрепаратів. Вважається, що світові об'єми продажів біологічних засобів захисту становлять приблизно 1,5–2% ринку всіх ЗЗР. За даними Міжнародної асоціації біоконтролюючої промисловості 40% усіх компаній, що виробляють біопестициди, знаходяться в США, 35% — в Європі і 25% всі інші країни світу.

Біопрепарати на основі різних штамів *Bacillus thuringiensis* посідають провідне місце в системах інтегрованого захисту рослин. Численними дослідженнями доведена їх безпечність для людини, теплокровних тварин, корисної ентомофауни. Базовою перевагою біопрепаратів на основі *B. thuringiensis* є здатність бактерії-агента включатися до мікробіоценозу та зберігатися в агроценозах як компонент природної мікрофлори [7–9]. Однак при розробленні біотехнологічного засобу (добриво, стимулятор росту та розвитку фунгіцидно-інсектицидної дії) вивчається вплив агента-засобу на нецільові об'єкти та компоненти біоценозу агроєкосистем і наявність побічних дій мікроорганізмів. Ця проблема виникає і пов'язана з тим,

що мікроорганізми агенти біопрепаратів володіють поліфункціональністю, яка за впливу різних чинників навколишнього середовища здатна проявлятися як позитивними, так і негативними властивостями [10–13].

Пошуком продуктивних агентів біопрепаратів та розробленням технологічних карт виробництва й застосування займаються вітчизняні і закордонні науковці — представники сучасних шкіл фундаментальної та прикладної екології, мікробіології, біотехнології й агротехнології: W. Eugene, R. Maagd, H. Sakai, B.П. Пати́ка, С.Я. Коць, В.В. Волгогон, Г.О. Іутинська, О.М. Лапа, Г.М. Ткаленко та багато інших.

МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

Дослідження антагоністичних властивостей штамів *B. thuringiensis* до збудників парші та моніліозу проводили в лабораторії екології мікроорганізмів Інституту агроєкології і природокористування НААН України.

Для дослідження були обрані ентомопатогенні штами *B. thuringiensis* 0371, 0376 і 0408, які синтезують суворо специфічний ентомоцидний та неспецифічний водорозчинний β -екзотоксин широкого спектра дії на біологічні об'єкти. Штам *B. thuringiensis* 787 синтезує δ -ендотоксин і не продукує водорозчинного екзотоксину. Високу ефективність штамів проти чотирьох поширених шкідників яблуні було доведено у попередніх дослідженнях [14].

Фунгіцидні властивості штамів *B. thuringiensis* (далі у тексті: Bt 787; Bt 0371; Bt 0376; Bt 0408) до фітопатогенних мікроміцетів *Fusicladium dendriticum* та *Monilia fructigena* встановлювали методом перпендикулярних штрихів [15]. Як порівняльний варіант використовували хімічний інсектицид Конфідор Екстра (виробник Bayer). Фунгіцидну дію хімічного препарату визначали шляхом внесення 2% водного розчину (рекомендація виробника) в лунку на агаровому середовищі, яке попередньо було інокульовано мікроміцетом, що дос-

ліджували. Чашки Петрі з посівом інкубували при температурі 27°C. Зону затримки росту мікроміцету вимірювали на 4-ту добу інкубування.

Вплив штамів *B. thuringiensis* та хімічного інсектициду на чисельність фітопатогенних мікроміцетів на поверхні листків яблуні вивчали у лабораторних умовах.

Схема досліду:

1. Контроль (оброблення листків стерильною водою);
2. Оброблення культурою штаму Bt 0376;
3. Оброблення культурою штаму Bt 0371;
4. Оброблення культурою штаму Bt 0408;
5. Оброблення культурою штаму Bt 787;
6. Оброблення інсектицидом Конфідор Екстра.

На кожний варіант дослідження відбирали 5 листків яблуні, уражених паршою у 4-разовому повторенні. Після оброблення інсектицидами листки витримували у вологій камері при 27°C. Чисельність мікроміцетів *Fusicladium dendriticum* визначали через 2 та 72 год інкубування. Листки переносили в колбу Ерленмейера у 90 мл стерильної водопровідної води та струшували впродовж 30 хв при 180 об./хв. Отриману суспензію висівали на чашки Петрі з сусло-агаром, підрахунок колоній проводили через 4 доби культивування при 27°C. Чисельність мікроміцетів розраховували в середньому на 1 см² листової пластини [16].

Модельні дослідження проводили на ділянці яблуневого саду Національного ботанічного саду ім. М.М. Гришка НАНУ, який вирощується без застосування пестицидів. Оброблення дерев сорту Джонатан Голд, на яких спостерігали розвиток парші, проводили рідким препаратом на основі штаму *B. thuringiensis* 0371, контролем слугували необроблені дерева. Ураженість рослин паршею визначали за В.Ф. Пересипкіним [17].

Статистичне оброблення результатів проводили за допомогою стандартних ком-

п'ютерних програм StatSoft Statistica 6.0 та Microsoft Excel. Достовірність різниці між дослідними та контрольними варіантами оцінювали за критерієм Стьюдента.

РЕЗУЛЬТАТИ ТА ЇХ ОБГОВОРЕННЯ

Спостерігаючи за дією біологічних засобів контролю шкідливих комах на основі високоактивних ентомоцидних штамів *B. thuringiensis* у яблуневому саду, було відмічено зниження ураженості яблунь хворобами, які були оброблені біопрепаратами. Це спонукало провести дослідження з визначення антагонізму ентомопатогенних штамів *B. thuringiensis* щодо фітопатогенних мікроміцетів — збудників поширених грибних хвороб яблуні.

У лабораторних умовах штами виявили різний вплив на ріст патогенних мікроміцетів *Fusicladium dendriticum* та *Monilia fructigena* на поживному агарі. Штам Bt 787 не виявив антагоністичної дії щодо фітопатогенних мікроміцетів, штами Bt 0376 і 0408 — проявляли фунгістатичну дію, пригнічуючи ріст обох досліджених мікроміцетів на 80–85%. Хімічний інсектицид Конфідор Екстра також інгібував ріст мікроміцетів.

Лише штам Bt 0371 повністю блокував розвиток мікроміцетів при культивуванні на поживному агарі (табл. 1).

Таку різницю в антагоністичній дії штамів можна пояснити тим, що штами *B. thuringiensis*, що проявляють фунгістатичні або фунгіцидні властивості, синтезують, крім специфічного ентомоцидного

δ-ендотоксину, продукують водорозчинний екзотоксин широкого спектра дії на біооб'єкти. Тоді як штам *B. thuringiensis* 787 не синтезує екзотоксин і не містить його у культуральній рідині, а отже не впливав на ріст і розвиток мікроміцетів.

Штами Bt 0376 і 0408, які здатні продукувати водорозчинний екзотоксин, є антагоністами і стримували ріст досліджуваних фітопатогенних мікроміцетів на рівні варіанта, де застосовували хімічний препарат Конфідор Екстра.

Чим саме зумовлена фунгіцидна властивість штаму Bt 0371, який повністю блокує розвиток культур мікроміцетів на поживному середовищі потребує додаткових досліджень, але з літературних джерел [18] відомо, що штами *B. thuringiensis* здатні синтезувати гідролітичні ферменти — протеазу та хітиназу. Тому можна припустити, що ці гідролітичні ферменти спочатку забезпечують руйнування клітинної стінки мікроміцетів, потім токсини, що містяться у метаболітах *B. thuringiensis* проникають у середину клітини, що своєю чергою, спричиняє їх повну гибель.

Далі в лабораторних умовах визначали вплив штамів *B. thuringiensis* з інсектицидними властивостями на чисельність фітопатогенних мікроміцетів на поверхні листків яблуні (табл. 2).

У контрольному варіанті (оброблення водою) відмічали сталу чисельність мікроміцетів *Fusicladium dendriticum* та *Monilia fructigena*, яка коливалась у межах статистично-достовірних інтервалів і не залежала від періоду дослідження.

Таблиця 1. Антагоністична дія штамів *B. thuringiensis* на розвиток фітопатогенних мікроміцетів яблуні

Штами <i>B. thuringiensis</i>	Зона пригнічення, мм	
	<i>Fusicladium dendriticum</i>	<i>Monilia fructigena</i>
Bt 0371	100	100
Bt 0376	14,5±7,3	11,7±4,2
Bt 0408	12,5±7,7	13,8±4,2
Bt 787	0	0
Конфідор Екстра	18,2±3,2	19,29±2,4

Таблиця 2. Вплив інсектицидів на чисельність фітопатогенних мікроміцетів на поверхні листків яблуні (лабораторний дослід)

Варіанти	Чисельність фітопатогенних мікроміцетів, КУО тис./см ² листової поверхні			
	<i>Fusicladium dendriticum</i>		<i>Monilia fructigena</i>	
	2 год	3 доби	2 год	3 доби
Контроль 1 (без оброблення)	515 ± 31		380 ± 17	
<i>Оброблення:</i>				
Водою (контроль 2)	502 ± 78	537 ± 66	387 ± 34	303 ± 54
Vt 0376	464 ± 40	64 ± 12	277 ± 43	31 ± 5
Vt 0371	391 ± 19	43 ± 7	306 ± 51	54 ± 7
Vt 0408	488 ± 45	490 ± 23	350 ± 44	209 ± 38
Vt 787	523 ± 65	466 ± 37	370 ± 54	280 ± 22
Конфідор Екстра	204 ± 69	267 ± 26	182 ± 35	99 ± 17

Оброблення листків яблуні рідкою культурою штаму Vt 0376 через 2 год після нанесення знижувало чисельність збудника парші на 9%, а моніліозу на 20%. Однак найвищий показник ефективності штаму фіксували на 72-гу год дослідження, адже чисельність *Fusicladium dendriticum* знижувалась у 7 разів, а *Monilia fructigena* — у 9 разів.

Найбільш активно знижувало чисельність *Fusicladium dendriticum* на листовій поверхні застосування культури штаму Vt 0371 — на 24% через 2 год і на 92% на 72-гу год після оброблення. Спостерігали таку саму дію культури штаму Vt 0371 на зниження чисельності *Monilia fructigena* на поверхні листків яблуні, тобто через 2 год після оброблення відмічали зменшення чисельності збудника моніліозу на 19,5%, а на 72-гу год — на 86%.

Обробка листків яблуні культурою штаму Vt 0408 лише на 3-ту добу дослідження помітно сприяла зниженню чисельності мікроміцетів на 24–40%.

Не виявлено впливу оброблення листків яблуні рідкою культурою штаму Vt 787 на чисельність фітопатогенних мікроміцетів на їх поверхні, адже навіть при культивуванні на поживному середовищі не було прояву антагоністичної дії.

Отримані результати від оброблення листків хімічним інсектицидним препаратом Конфідором Екстра відповідають властивостям, заявленим виробником, а саме, препарату притаманні високоефективні інсектицидні властивості. Однак оброблення листків яблуні Конфідором Екстра слабо впливало на чисельність обох досліджуваних фітопатогенних мікроміцетів на їхній поверхні.

Отже, можна узагальнити отримані результати тим, що штам Vt 0371, який виявив фунгіцидну дію при культивуванні з *Fusicladium dendriticum* та *Monilia fructigena* на поживному середовищі, також найбільш ефективно знижував ріст цих фітопатогенних мікроміцетів на поверхні листків яблуні.

З огляду на вищезазначений висновок було проведено модельно-польове дослідження захисної дії штаму Vt 0371 на яблуневих деревах сорту Джонатан Голд, уражених паршею (табл. 3).

Слід зауважити, що початкове ураження дерев паршею, як свідчать результати аналізу, не перевищувало 30%, що можна вважати незначним розвитком хвороби, проте обробка дерев рідкою культурою штаму Vt 0371 сприяло зниженню ураженості дерев на 7,1% порівняно з контролем.

Таблиця 3. Вплив штаму *B. thuringiensis* 0371 на ураженість паршею яблунь сорту Джонатан Голд

Варіанти	Розвиток хвороби, %
Контроль без обробки	28,0 ± 1,08
Оброблення культурою штаму Bt 0371	20,9 ± 2,32

Таким чином, застосування культури *B. thuringiensis* Bt 0371 в умовах *in vivo* здатне не лише контролювати чисельність шкідливих комах, а й дещо зменшувати ураження плодів дерев яблуні паршею.

ВИСНОВКИ

За дослідження антагоністичної дії високоактивних ентомопатогенних штамів *B. thuringiensis* щодо фітопатогенних мікроміцетів *Fusicladium dendriticum* та *Monilia fructigena*, встановлено, що штам *B. thuringiensis* 0371 в умовах *in vitro* при-

гнічує їх розвиток на 100%, а отже виявляє фунгіцидні властивості. Штами *B. thuringiensis* 0408 і 0376 володіють фунгістатичними властивостями, пригнічуючи ріст мікроміцетів на поживному середовищі на 65–78%. Штам *B. thuringiensis* 787 практично не впливає на ріст і розвиток мікроміцетів.

Таку різницю в антагоністичній дії штамів можна пояснити тим, що штами *B. thuringiensis*, що проявляють фунгістатичні або фунгіцидні властивості, крім специфічного ентомоцидного δ-ендотоксину, синтезують водорозчинний екзотоксин широкого спектра дії на біооб'єкти. Тоді як штам *B. thuringiensis* 787 не синтезує екзотоксин і не містить його у культуральній рідині.

Обробка яблунь культурою ентомопатогенного штаму *B. thuringiensis* 0371 — активного антагоніста досліджених фітопатогенних мікроміцетів дало змогу на 7,1% знизити ураженість дерев паршею.

ЛІТЕРАТУРА

- Жученко А.А. Экологическая генетика культурных растений и проблемы агросферы (теория и практика): моногр. Москва: ООО «Издательство Агрорус», 2004. 466 с.
- Штерншис М.В., Джалилов Ф.С.У., Андреева И.В., Томилова О.Г. Биологическая защита растений. Москва: Колос, 2004. 264 с.
- Фурдичко О.І. Екологічна безпека агропромислового виробництва: моногр. / за ред. О.І. Фурдичка і А.Л. Бойка. Київ: ДІА, 2013. 416 с.
- Фура А. Захист від парші. *Садівництво по-українськи*. 2015. № 1 (7). С. 36–37.
- Пасхавер Б.Й., Шубравська О.В., Крисанов Д.Ф., Прокопенко К.О. Агропродовольче виробництво у 1990–2009 рр.: тенденції розвитку. *Економіка АПК*. 2010. № 9. С.12–20.
- Сало І.А. Ринок яблук в Україні. *Вісник аграрної науки*. 2013. № 3. С. 63–66.
- Ghelardi E., Celandroni F., Salvetti S., Fiscarelli E. and Senesi S. *Bacillus thuringiensis* pulmonary infection: next term critical role for bacterial membrane-damaging toxins and host neutrophils. *Microbes and infection Institut Pasteur*. 2007. № 9. P. 591–598.
- Кузнецова Л.Н. Выделение и биотестирование активных штаммов энтомопатогенных бактерий *Bacillus thuringiensis* из насекомых природных популяций Крыма. *Ученые записки Таврического национального университета им. В.И. Вернадского: Сер. «Биология, химия»*. 2012. Т. 25 (64), № 3. С. 89–94.
- Ткаленко Г. Біологічні препарати в захисті рослин. *Пропозиція, спец. випуск: Сучасні агротехнології із застосування біопрепаратів та регуляторів росту*. 2015. С. 2–16.
- Патыка В.Ф. Экология *Bacillus thuringiensis*. Київ: Изд-во ПДАА, 2007. 216 с.
- Кандыбин Н.В., Ермолова В.П., Патыка Т.И. К вопросу формирования резистентности насекомых к *Bacillus thuringiensis*. XII з'їзд Товариства мікробіологів України ім. С.М. Виноградського: зб. тез (м. Ужгород, 25–30 трав. 2009 р.). Ужгород «Патент», 2009. С. 306.
- Крижанівський А.Б. Алелопатична дія листя яблуні на ентомопатогенні штами *Bacillus thuringiensis*. *Агроекологічний журнал*. 2015. № 2. С. 117–120.
- Eugene W. Nester C., Thomashow L.S., Metz M. and Gordon M. 100 years of *Bacillus thuringiensis*: A Critical Scientific Assessment. *American society for microbiology*. 2008. 22 p.
- Шерстобоева О.В., Демидов О.А., Крижанівський А.Б. Вплив ентомопатогенних бактерій *Bacillus thuringiensis* на урожайність і якість плодів яблуні. *Сільськогосподарська мікробіологія*. 2016. Вип. 23. С. 49–54.
- Чабанюк Я.В., Шерстобоева О.В., Ткач Є.Д., Бунас А.А., Стародуб В.І., Довгич К.І., Дмитрук Д.М. Екологічна оцінка впливу пестицидів і агрохімікатів на цільові об'єкти навколишнього природного середовища. Київ, 2013. 62 с.

16. Волкогон В.В., Надкернична О.В., Токмакова Л.М. та ін. Експериментальна ґрунтова мікробіологія / за ред. В.В. Волкогона. Київ: Аграрна Наука, 2010. 464 с.
17. Пересыпкин В.Ф. Сельскохозяйственная фитопатология. Москва: Агропромиздат, 1989. 480 с.
18. Калмыкова Г.В., Бурцева Л.И. Антибактериальная и фунгицидная активность энтомопатогенных бактерий *Bacillus thuringiensis*. «Биологически активные вещества микроорганизмов» (г. Москва, 27–29 янв. 2011 г.). Москва: МАКС Пресс, 2011. С. 55.
19. Журавлева Н.В., Лукьянов П.А. Хитинолитические ферменты: источники, характеристика и применение в биотехнологии. *Вестник ДВО РАН*. 2004. № 3. С. 76–86.

REFERENCES

1. Zhuchenko, A.A. (2004). *Jekologicheskaja genetika kulturnyh rastenij i problemy agrosfery (teorija i praktika)* [Ecological genetics of cultivated plants and problems of the agrosphere (theory and practice)]. Moskva: LLC «Publishing House Agrorus» [in Russian].
2. Shternshis, M.V. et al. (2004). *Biologicheskaja zashhita rastenij* [Biological plant protection]. Moskva: Kolos [in Russian].
3. Furdychko, O.I. & Bojka, A.L. (Eds.). (2013). *Ekologichna bezpeka agropromyslovogo vyrobnyctva* [Ecological safety of agro-industrial production]. Kyiv: DIA [in Ukrainian].
4. Fura, A. (2015). Zaxyst vid parshi [Scab protection]. *Sadivnyctvo po-ukrajinsky* – Gardening in Ukrainian, 1 (7), 36–37 [in Ukrainian].
5. Pasxaver, B.J., Shubravskaja, O.V., Krysanov, D.F. & Prokopenko, K.O. (2010). Agroprodovolche vyrobnyctvo u 1990–2009 rr.: tendencyi rozvytku [Agro-food production in 1990–2009: development trends]. *Ekonomika APK – Economics of agro-industrial complex*, 9, 12–20 [in Ukrainian].
6. Salo, I.A. (2013). Rynok yabluk v Ukraini [Apple market in Ukraine]. *Visnyk agrarnoyi nauky – Bulletin of Agricultural Science*, 3, 63–66 [in Ukrainian].
7. Ghelardi, E., Celandroni, F., Salvetti, S., Fiscarelli, E. & Senesi, S. (2007). *Bacillus thuringiensis* pulmonary infection: next term critical role for bacterial membrane-damaging toxins and host neutrophils. *Microbes and infection Institut Pasteur*, 9, 591–598 [in English].
8. Kuznecova, L.N. (2012). Vydelenie i biotestirovanie aktivnyh shtammov jentomopatogennyh bakterij *Bacillus thuringiensis* iz nasekomyh prirodnyh populacij Kryma [Isolation and biotesting of active strains of entomopathogenic bacteria *Bacillus thuringiensis* from insects of natural populations of Crimea]. *Uchenye zapiski Tavricheskogo nacional'nogo universiteta im. V.I. Vernadskogo. Series: «Biologija, himija» – Scientific notes of the Tavrichesky National University named after IN AND. Vernadsky: Series «Biology, Chemistry»*, 25 (64), 3, 89–94 [in Russian].
9. Tkalenko, G. (2015). Biologichni preparaty v zaxysti roslyn [Biological drugs in plant protection]. Propozyciya: *Suchasni agrotexnologiji iz zastosuvannya biopreparativ ta regulatoriv rostu – Offer, special. issue: Modern agrotechnologies for the use of biological products and growth regulators*, 2–16 [in Ukrainian].
10. Patyka, V.F. (2007). *Jekologija Bacillus thuringiensis* [Ecology of *Bacillus thuringiensis*]. Kyiv: PDAA Publishing House [in Russian].
11. Kandybin, N.V., Ermolova, V.P. & Patyka, T.I. (2009). K voprosu formirovanija rezistentnosti nasekomyhk *Bacillus thuringiensis* [On the formation of insect resistance to *Bacillus thuringiensis*]. *XII z'їzd Tovarištva mikrobiologiv Ukraini im. S.M. Vinogradskogo* [XII Congress of the Society of Microbiologists of Ukraine named after S.M. Vinogradsky]. (p. 306). Uzhgorod «Patent» [in Russian].
12. Kryzhanivskij, A.B. (2015). Alelopatychna diya lystya yabluni na entomopatogenni shtamy *Bacillus thuringiensis* [Allelopathic effect of apple leaves on entomopathogenic strains of *Bacillus thuringiensis*]. *Agroekologichnij zhurnal – Agroecological journal*, 2, 117–120 [in Ukrainian].
13. Eugene, W., Nester, C., Thomashow, L.S., Metz, M. & Gordon, M. (2008). 100 years of *Bacillus thuringiensis*: A Critical Scientific Assessment. *American society for microbiology*, 23, 49–54 [in English].
14. Sherstoboyeva, O.V., Demydov, O.A. & Kryzhanivskij, A.B. (2016). Vplyv entomopatogennyh bakterij *Bacillus thuringiensis* na urozhajnosti yakist plodiv yabluni [Influence of entomopathogenic bacteria *Bacillus thuringiensis* on yield and quality of apple fruits]. *Silskogospodarska mikrobiologija – Agricultural microbiology*, 23, 49–54 [in Ukrainian].
15. Chabanyuk, Ya.V., Sherstoboyeva, O.V., Tkach, Ye.D., Bunas, A.A., Starodub, V.I., Dovgych, K.I. & Dmytruk, D.M. (2013). *Ekologichna ocinka vplyvu pestycydiv i agroximikativ na cilovi obyekty navkolnyshnogo pryrodnoho seredovyshha* [Ecological assessment of the impact of pesticides and agrochemicals on environmental targets]. Kyiv [in Ukrainian].
16. Volkogon, V.V. (Ed.), Nadkernychna, O.V., Tokmakova, L.M. ta in. (2010). *Eksperimentalna gruntova mikrobiologija* [Experimental soil microbiology]. Kyiv: Agrarna Nauka [in Ukrainian].
17. Peresyppkin, V.F. (1989). *Selskohozjajstvennaja fitopatologija* [Agricultural phytopathology]. Moskva: Agropromizdat [in Russian].
18. Kalmykova, G.V. & Burceva, L.I. (2011). Antibakterialnaja i fungicidnaja aktivnost jentomopatogennyh bakterij *Bacillus thuringiensis* [Antibacterial and fungicidal activity of entomopathogenic bacteria *Bacillus thuringiensis*]. «*Biologicheski aktivnye veshhestva mikroorganizmov*» – «*Biologically active substances of microorganisms*» (p. 55). Moskva: MAKS Press [in Russian].
19. Zhuravleva, N.V. & Lukjanov, P.A. (2004). Hitinoliticheskie fermenty: istochniki, karakteristika i primenenie v biotehnologii [Chitinolytic enzymes: sources, characteristics and applications in biotechnology]. *Vestnik DVO RAN – Bulletin of the FEB RAS*, 3, 76–86 [in Russian].

Стаття надійшла до редакції журналу 17.01.2021